

Dit proefschrift met stellingen van

**JAN HERMAN ADRIAAN BOERBOOM,**

landbouwkundig ingenieur, geboren te 's-Gravenhage, 6 mei 1926,  
is goedgekeurd door de promotor, Dr. H. J. VENEMA, hoogleraar in  
de plantensystematiek, dendrologie en plantengeografie.

*De Rector Magnificus der Landbouwhogeschool*

W. F. EIJSVOOGEL

*Wageningen, 8 september 1960*

# DE PLANTENGEMEENSCHAPPEN VAN DE WASSENAARSE DUINEN

(THE PLANT COMMUNITIES OF THE WASSENAAR  
DUNES NEAR THE HAGUE)

## PROEFSCHRIFT

TER VERKRIJGING VAN DE GRAAD  
VAN DOCTOR IN DE LANDBOUWKUNDE  
OP GEZAG VAN DE RECTOR MAGNIFICUS IR. W. F. EJSVOOGEL,  
HOOGLERAAR IN DE HYDRAULICA, DE BEVLOEIING,  
DE WEG- EN WATERBOUWKUNDE EN DE BOSBOUWARCHITECTUUR,  
TE VERDEDIGEN TEGEN DE BEDENKINGEN  
VAN EEN COMMISSIE UIT DE SENAAT  
VAN DE LANDBOUWHOGESCHOOL TE WAGENINGEN  
OP VRIJDAG 21 OKTOBER 1960 TE 16 UUR

DOOR

J. H. A. BOERBOOM



H. VEENMAN EN ZONEN N.V. – WAGENINGEN – 1960

*aan mijn ouders*  
*aan mijn vrouw*  
*aan Harmen en Trinet*

*Veel dank ben ik verschuldigd aan*

*Prof. Dr. H. J. Venema voor de gelegenheid die hij mij heeft geboden om aan zijn laboratorium en onder zijn leiding te werken, voor de vrijheid die mij bij opzet en uitwerking van het onderzoek werd gelaten en voor de steeds getoonde grote belangstelling;*

*de Directeur van de Duinwaterleiding van 's-Gravenhage, zonder wiens spontane medewerking dit onderzoek niet tot stand had kunnen komen;*

*Dijkgraaf en Hoogheemraden van het hoogheemraadschap van Rijnland, die mij in staat stelden de nabij het strand gelegen duingordel in deze studie te betrekken;*

*Dr. V. Westhoff, van wie ik mijn eerste opleiding in de vegetatiekunde kreeg en wiens steun en advies mij gedurende de beginperiode van dit onderzoek onontbeerlijk zijn geweest;*

*Prof. Dr. E. Aichinger (Klagenfurt) en Prof. Dr. J. Braun-Blanquet (Montpellier), die tijdens mijn verblijf aan het Institut für angewandte Pflanzensoziologie des Landes Kärnten respectievelijk het Station internationale de Géobotanique méditerranéenne et alpine veel tot mijn vegetatiekundige scholing bijdroegen;*

*Prof. Dr. Ir. J. L. van Soest, Dr. W. C. de Leeuw, Dr. V. Westhoff en Ir. A. Coops, die mij toestemming gaven tot het raadplegen van niet gepubliceerde gegevens;*

*Mevr. E. M. Boerboom-Kuiper, die mij behulpzaam was bij het maken der vegetatieopnamen;*

*Dr. S. J. van Ooststroom, Th. J. Reichgelt, Prof. Dr. Ir. J. L. van Soest, Dr. J. J. Barkman en Dr. R. A. Maas Geesteranus, die plantenmateriaal voor mij determineerden;*

*Ir. H. Doing en Dr. J. J. Barkman voor hun waardevolle opmerkingen tijdens het samenstellen van dit geschrift;*

*S. van der Werf voor zijn nauwgezette correctie van de Nederlandse tekst en de zorgvuldig uitgevoerde tekeningen;*

*F. Linschoten voor de afwerking der foto's;*

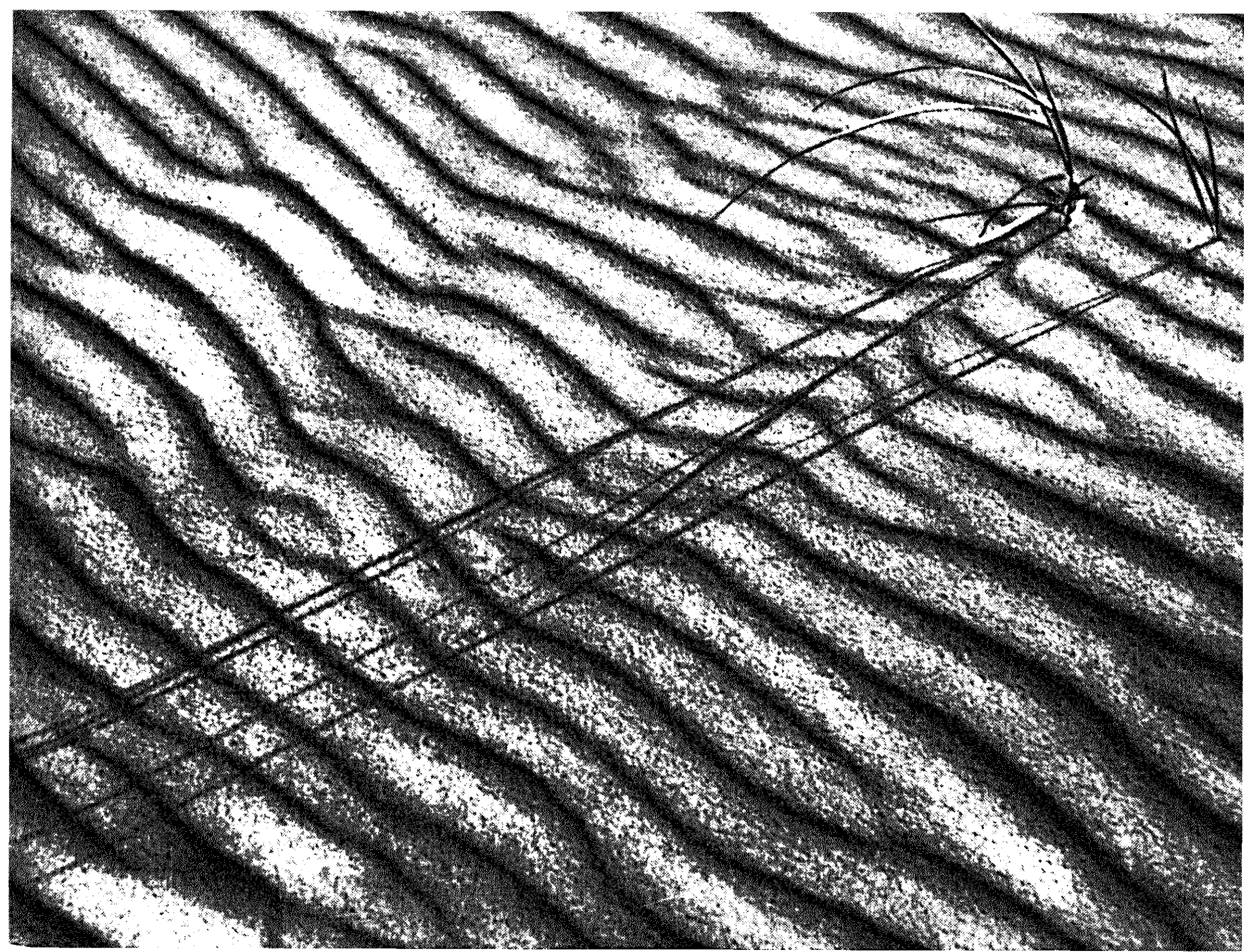
*Prof. Dr. H. C. D. de Wit, die bereid was het Engelse gedeelte van de tekst te corrigeren;*

*de dames A. van de Hoef en J. J. Doornebal voor de bijzondere zorg die zij besteedden aan het typen van het manuscript;*

*G. Boelema, Mevr. E. M. Boerboom-Kuiper en Dr. A. J. M. Leeuwenberg, die hun hulp verleenden bij het persklaar maken van het manuscript en de correctie der drukproeven en*

*al degenen die voorts op enigerlei wijze aan het tot stand komen van dit proefschrift hebben bijgedragen.*





Het begin. Biestarwegras (*Agropyron junceum*) heeft postgevat op het strand.  
*The beginning. Sand couch-grass (Agropyron junceum) has taken a hold on the shore.*

MEDEDELINGEN VAN DE LANDBOUWHOGESCHOOL TE WAGENINGEN,  
NEDERLAND 60 (10) 1-135 (1960)

DE PLANTENGEMEENSCHAPPEN VAN DE  
WASSENAARSE DUINEN  
*THE PLANT COMMUNITIES OF THE  
WASSENAAR DUNES NEAR THE HAGUE*

door / by

J. H. A. BOERBOOM

Laboratorium voor Plantensystematiek en -geografie van de Landbouw-  
hogeschool te Wageningen. *Laboratory of Plant Taxonomy and Plant  
Geography of the State Agricultural University at Wageningen,  
The Netherlands*

(Ontvangen / Received 18.6.60)

INHOUD

A. ALGEMEEN GEDEELTE . . . . .	3
I. Algemene inleiding . . . . .	3
II. Verklaringen . . . . .	7
III. Overzicht der beschreven gemeenschappen . . . . .	10
IV. Successieschema . . . . .	12
B. BIJZONDER GEDEELTE . . . . .	13
I. Gemeenschappen van het open en droge duin . . . . .	13
Inleiding . . . . .	13
1. Elymus arenarius-Agropyron junceum-ass. . . . .	14
2. Elymus arenarius-Ammophila arenaria-ass. . . . .	16
3. Festuca rubra var. arenaria-sociatie . . . . .	19
4. Erodium glutinosum-Phleum arenarium-ass. (ass. nov.) . . . . .	20
5. Viola canina var. dunensis-Corynephorus canescens-ass. . . . .	32
6. Taraxacum obliquum-Galium verum var. litorale-ass. . . . .	36
7. Anthyllis vulneraria var. maritima-Silene nutans-ass. . . . .	37
8. Didymodon recurvirostris-Tortella flavovirens-ass. (ass. nov.) . . . . .	38
9. Agrostis canina var. arida-Polytrichum juniperinum-gemeenschap . . . . .	42
10. Festuca ovina var. frisia-Galium verum var. litorale-ass. . . . .	43
11. Ranunculus bulbosus-Trifolium striatum-ass. (ass. nov.) . . . . .	45
II. Hydrofiele gemeenschappen . . . . .	48
Inleiding . . . . .	48
12. Centaurium vulgare-Sagina nodosa var. moniliformis-ass. . . . .	48
13. Phragmites communis-, Juncus articulatus- en J. subnodulosus-sociatie . . . . .	50
III. Dwergstruwelen en struwelen . . . . .	51
Inleiding . . . . .	51
14. Hippophaë rhamnoides-consociatie . . . . .	54

15. Polypodium vulgare-Salix repens subsp. arenaria-ass. . . . .	59
16. Ligustrum vulgare-sociatie . . . . .	63
17. Hippophaë rhamnoides-Sambucus nigra-ass. (ass. nov.) . . . . .	65
18. Hippophaë rhamnoides-Ligustrum vulgare-ass. . . . .	69
IV. Bossen . . . . .	75
Inleiding . . . . .	75
19. Convallaria majalis-Quercus robur-ass. . . . .	76
20. Crataegus monogyna-Betula pubescens-ass. (ass. nov.) . . . . .	80
21. Alnion glutinoso-incanae . . . . .	87
22. Salicion albae . . . . .	90
23. Alnion glutinosae . . . . .	90
24. Degeneratiestadia van berkenbossen . . . . .	92
V. Ruderale gemeenschappen . . . . .	95
Inleiding . . . . .	95
25. Plantago major-Lolium perenne-ass. . . . .	97
26. Sagina procumbens-Bryum argenteum-ass. . . . .	97
27. Bromus tectorum-Corispermum hyssopifolium-ass. . . . .	99
28. Hordeum murinum-Bromus sterilis-ass. . . . .	102
29. Cakile maritima-sociatie . . . . .	103
30. Echium vulgare-Melilotus albus-ass. . . . .	104
31. Asparagus officinalis var. prostratus-Allium vineale-gemeenschap . . . . .	105
32. Eu-Arction . . . . .	108
TOELICHTING BIJ DE VEGETATIEKAART . . . . .	109
SAMENVATTING . . . . .	110
SUMMARY . . . . .	112
LITERATUUR . . . . .	132
BIJLAGE. VEGETATIEKAART VAN HET WINGEBIED VAN DE DUINWATERLEIDING VAN 'S-GRAVEN- HAGE	



# A. ALGEMEEN GEDEELTE

## I. ALGEMENE INLEIDING

### *a. Terrein van onderzoek*

Het terrein waartoe dit onderzoek zich hoofdzakelijk bepaalt omvat het gedeelte van het jonge duinlandschap gelegen tussen het Wassenaarse Slag in het N.O. en de voormalige spoorbaan van Rotterdam naar Scheveningen in het Z.W.. Ter weerszijden vindt het een natuurlijke begrenzing in strand en binnenduinrand. Dit terrein strekt zich in de lengterichting uit over een afstand van ongeveer 7 km, nl. ter hoogte van de strandpalen 92 tot 99. De grootste breedte (3250 m) wordt bereikt nabij Wassenaar (strandpaal 93). Naar het Z.W. neemt de breedte enigszins af (tot 2650 m bij strandpaal 96), om echter bij strandpaal 97 opnieuw 2900 m te bereiken. Ter hoogte van de strandpalen 98-99 maakt het duinlandschap abrupt plaats voor de bebouwing van 's-Gravenhage en Scheveningen.

Dit duingedeelte is in exploitatie bij de Duinwaterleiding van 's-Gravenhage, welk bedrijf tevens het beheer voert over het terrein, echter met uitzondering van: (1) een duinstrook ter breedte van 300 m, aansluitend bij het strand en beheerd door de hoogheemraadschappen Rijnland en Delfland en (2) enige kleinere verspreide duinterreinen (Ganzenhoek, Golfterrein, Ruigenhoek, Militair oefenterrein, tot 1957 ook Duinrell). In het vervolg zal met betrekking tot het terrein van onderzoek gesproken worden van de Wassenaarse duinen.

### *b. Doelstelling*

De Wassenaarse duinen worden sinds enige decennien onderworpen aan een intensief en veelzijdig natuurwetenschappelijk onderzoek. Men zie dienaangaande SCHIERBEEK 1925, KUENEN 1954 en BOERBOOM 1958d. In de naoorlogse periode ondervond dit onderzoek een stimulans van verschillende zijden. Met name de omstandigheid dat zich op korte termijn belangrijke veranderingen in de waterhuishouding van het gebied zouden voltrekken (GURCK 1948) en het toenemende belang van het gebied met betrekking tot de recreatie (COOPS 1958), hebben tot een verdere aansporing en een hernieuwde oriëntatie van het onderzoek geleid. In deze periode kwam de vegetatiekaart van het wingebied van de Duinwaterleiding van 's-Gravenhage tot stand, die ook aan deze publikatie is toegevoegd (zie Toelichting p. 109). Mede aan de hand van deze kaart zal het mogelijk zijn de biologische verschuivingen te registreren, die zich voltrekken sinds november 1955 – het tijdstip waarop een aanvang werd gemaakt met de kunstmatige zoetwaterinfiltratie van dit gebied. Voorts wordt verwezen naar DEN BOER 1956a en b en BOERBOOM 1958c.

Deze studie moet als een bijdrage in dit verband worden gezien. Zij beoogt een beschrijving te geven van het plantenkleed der Wassenaarse duinen, zoals dit in de jaren voorafgaande aan de infiltratie aangetroffen werd. Aanvankelijk heeft een algehele monografische bewerking der Wassenaarse duinen in de bedoeling gelegen. De centrale plaats inruimend aan de huidige begroeiing zouden hoofdstukken, gewijd aan de geologie van het gebied, het vroegere landschap (begroeiing en bewoning) en de milieufactoren, opgenomen worden. Om praktische redenen is later de voorkeur aan een afzonderlijke publikatie der verschillende onderdelen gegeven. Bij de vegetatiebeschrijving is ernaar gestreefd de

enorme verscheidenheid, die de begroeiing van dit gebied ook reeds vóór 1955 kenmerkte, zoveel mogelijk tot haar recht te doen komen. Tevens werd aandacht geschonken aan de regionale verbreiding en differentiatie der beschreven gemeenschappen.

### *c. Methodiek*

In de vegetatiekunde bestaan verschillende richtingen („Scholen”). Tot de voornaamste behoren de Frans-Zwitserse School en de Scandinavische School. De eerste baseert zich op de zg. trouw der soorten, d.w.z. de eigenschap van de soort min of meer gebonden te zijn aan een bepaalde plantengemeenschap of groep van gemeenschappen. De Scandinavische School vindt haar uitgangspunt in de overheersing van één of enkele soorten in één of meer vegetatielagen. Voor een nadere beschouwing en een uiteenzetting der werkmethoden moge naar de desbetreffende literatuur verwezen worden (b.v. BRAUN-BLANQUET 1928, 1951, MELTZER & WESTHOFF 1942, WESTHOFF 1949a, POORE 1955 resp. DU RIETZ 1930, 1936).

De begroeiingen der Wassenaarse duinen zijn over het algemeen gekenmerkt door een betrekkelijke rijkdom aan soorten. Vegetaties met één of enkele dominanten kan men weliswaar veelvuldig aantreffen, maar ook daar zijn als regel voldoende soorten te vinden die een karakterisering naar het criterium „trouw” mogelijk maken. Onder deze omstandigheden biedt de werkwijze der Frans-Zwitserse School vele voordelen. In beginsel werd dan ook bij deze methode aangesloten. Hiervan werd slechts afgeweken bij vegetaties, die in minstens één laag een uitgesproken dominant bezitten en die tevens gekenmerkt zijn door of een grote soortenarmoe, of een in bepaalde opzichten afwijkende structuur (zie p. 5 sub 3). Bij verschillende andere gebiedsmonografieën vond het gecombineerd gebruik van de werkmethoden der Frans-Zwitserse en der Scandinavische School reeds toepassing (WESTHOFF 1949b, ZONNEVELD 1960; vgl. ook BOERBOOM 1958c).

Uit de aard der zaak brengt het typeren van plantengemeenschappen een zekere mate van schematisering met zich mee. Heeft men zich eenmaal aan de hand van allerlei waarnemingen een bepaalde voorstelling aangaande de indeling der gemeenschappen verworven, dan is het uit praktische gronden te verdedigen, maar wetenschappelijk niet steeds verantwoord, dat geringere aandacht wordt besteed aan vegetaties die zich om één of andere reden niet of minder goed in die indeling laten vatten („a-typische vegetaties”). Het gevaar dat van de synsystematiek een remmende of verstarrende invloed uitgaat op verder onderzoek in plaats van een stimulerende is aldus geenszins denkbeeldig. Objectief gezien bestaan er geen argumenten waarom vele a-typische vegetaties minder belangwekkend zouden zijn dan de typisch ontwikkelde fytocoenosen. Bovendien is het zeer wel mogelijk dat bij een latere herziening der indeling sommige oorspronkelijk als a-typisch beschouwde vegetaties tot typische voorbeelden van nieuwomgrensde eenheden worden en omgekeerd. Eén en ander heeft ertoe geleid dat men bij de beschrijving der plantengemeenschappen soms sterk selectief te werk is gegaan, waarbij weliswaar een aantal markante punten duidelijk naar voren zijn gehaald, maar waarbij het grote tussengelegen gebied als niemandsland goeddeels niet geëxploiteerd bleef.

Stelt men zich een zo volledig mogelijke vegetatiekundige beschrijving van een zeker gebied ten doel, dan ziet men zich in vele gevallen evenwel voor de noodzakelijkheid geplaatst een aantal lokaal voorkomende vegetatie-eenheden te onderscheiden die zich niet ongedwongen in het algemene systeem der plantengezelschappen laten onderbrengen (vgl. DOING KRAFT 1956, BARKMAN 1958a stelling 1, BARKMAN e.a. 1958). DOING KRAFT noemt twee van dergelijke gevallen. Het eerste heeft betrekking op vegetatietypen (coena<sup>1</sup>)), waarin de voor

<sup>1</sup>) Onder coenon wordt verstaan een abstracte vegetatie-eenheid in de ruimste zin des woords. Zie BARKMAN e.a. 1958. De term is bedoeld als internationaal equivalent van „plantengemeenschap”, „plant community”, etc..

enigerlei synsystematische eenheid (syntaxon<sup>1)</sup>) kenmerkende soortengroep te zwak vertegenwoordigd is om een indeling te rechtvaardigen. De bewuste coena kunnen niettemin een uitgesproken karakteristiek bezitten, b.v. gekenmerkt zijn door dominantie van een bepaalde soort. Het tweede geval doet zich voor onder labiele milieuvorwaarden, wanneer elementen uit verschillende vegetatie-eenheden gedurende enige tijd naast elkaar kunnen voortbestaan. Nog enige zeer wezenlijke beperkingen moeten evenwel aan het systeem opgelegd worden.

(1) In hoofdzaak steunende op lokale ervaringen kan men komen tot het opstellen van een vegetatie-eenheid (b.v. associatie), gekenmerkt door een aantal taxa, die zich in territoriaal verband naar hun verbreidingszwaartepunt gelijkelijk verdelen over twee of meer onderling equivalente syntaxa van een hogere rangorde (i.c. verbonden). De lokale eenheid neemt in dat geval een intermediaire plaats tussen (en onder) die syntaxa in en laat zich derhalve niet volgens de traditionele voorstellingswijze in het systeem opnemen. Een voorbeeld vindt men bij WESTHOFF (1947), die met behulp van de berekende groepswaarden tot de conclusie kwam dat de *Festuca ovina*-*Galium verum* var. *litorale*-ass. op de grens van *Corynephorion canescens* en *Koelerion albescentis* staat.

(2) Het systeem der plantengemeenschappen, opgebouwd volgens de Frans-Zwitserse School, baseert zich op de fytocoenose – zulks in tegenstelling tot systemen van GAMS (1918, 1927) en DU RIETZ (1932 p. 326), die een classificatie der synusiën (éénlagige deelpopulaties) geven. De eerste wijze van indeling vindt haar rechtvaardiging in het ervaringsfeit, dat in het algemeen een duidelijke correlatie bestaat tussen de diverse vegetatielagen van een fytocoenose. Wanneer evenwel het samengaan van synusiën in verticaal verband niet in overeenstemming is met de algemene ervaringen die men ten aanzien van de gedragingen der afzonderlijke synusiën heeft, is het niet mogelijk het betrokken coenon op natuurlijke en ongedwongen wijze in het naar Frans-Zwitsers model ingerichte systeem in te passen. Zo kan in gebieden waar naald- en loofbossen met een voor ieder bostype specifieke ondergroei naast elkaar voorkomen de mens loofhout door naaldhout vervangen zonder dat dit het karakter der kruidenvegetatie aantast (zie b.v. AICHINGER 1949 p. 16). In dit kunstmatige bos heerst vanuit fytocoenologisch oogpunt een disharmonie tussen de verschillende vegetatielagen. Maar ook zonder dat van een rechtstreeks ingrijpen van de mens sprake is kunnen vegetaties tot ontwikkeling komen, samengesteld uit verticale elementen die overigens nooit deel uitmaken van één en dezelfde plantengemeenschap. De componenten van de respectieve vegetatielagen zullen immers als regel op verschillend niveau wortelen. Heeft men nu met een afwijkende opbouw van het bodemprofiel te doen, dan zal deze zich weerspiegelen in een afwijkende combinatie van vegetatielagen. Men denke aan een bodem die binnen het bereik der plantewortels uit twee geologische formaties bestaat.

Een laatste voorbeeld dat hier in beschouwing genomen wordt, heeft betrekking op het terrein van onderzoek. In de jonge duinen van het Duindistrict ontwikkelt zich in beschutte valleien spontaan een berkenbos, overwegend gevormd door *Betula pubescens*. De struiklaag van dit bos bestaat uit meidoorn, liguster en verschillende rozesoorten; in de kruidlaag overheersen brandnetel, dagkoekoeksbloem, gewone klis en andere nitrofiële bosplanten (*Crataegus monogyna*-*Betula pubescens*-ass., 20). Nu kent men bossen met zachte berk als dominant, afgezien van de duinbossen, uitsluitend binnen de verbonden *Betulion pubescentis* Lohm. et Tx. 55 n.n. en *Alnion glutinosae* (Malc. 29) Meyer Dr. 36. De heesters die gezamenlijk de struiklaag der duinberkenbossen vormen gelden echter als kenmerkend voor het *Berberidion vulgaris* Tx. 52. De kruidlaag tenslotte sluit in zijn samenstelling nauw aan bij die van de bossen van het *Alno-Ulmion* (Br.-Bl. et Tx. 43) Ob. 53.

(3) In een aantal gevallen blijkt het voor de samenstelling van een bepaalde vegetatielaag (synusium) van ondergeschikt belang of al dan niet een hogere vegetatielaag aanwezig is. Zo kan men soms waarnemen dat een mosdek of grasland slechts onbetekenende floristische wijzigingen ondergaat wanneer zich ter plaatse een struik- of boometage ontwikkelt. Het milieu van de onderste etage wordt in dat geval blijkbaar niet wezenlijk door de hogere etage beïnvloed. Dit kan een gevolg zijn van de omstandigheid dat betrekkelijk veel licht tot de bodemvegetatie blijft doordringen, b.v. samenhangend met het karakter van de dominante soort of met de structuur van de hoogste etage. Voorbeelden zijn allerm minst zeldzaam. Het al dan niet aanwezig zijn van een struiketage, gevormd door de duindoorn, in pionierbegroeiingen op kalkhoudend duinzand is van slechts geringe invloed voor de samenstelling van kruid- en moslaag (WESTHOFF 1947: *Hippophaë*-variant van het *Tortuleto-Phleetum*; deze publikatie: consociatie van *Hippophaë rhamnoides* *Phleum*-variant). BRAUN-BLANQUET (1951 p. 73) ver-

<sup>1)</sup> Een syntaxon is een vegetatie-eenheid die deel uitmaakt van het systeem der plantengemeenschappen overeenkomstig de Frans-Zwitserse School of die tot één der eenheden van dit systeem herleid kan worden (BARKMAN e.a. 1958).

meldt dat de *Rosmarinus-Lithospermum fruticosum*-ass. van Z.-Frankrijk zowel met als zonder boomlaag van *Pinus halepensis* voorkomt.

Het behoeft geen betoog dat het in de gegeven voorbeelden niet steeds mogelijk is de betrokken coena op de traditionele wijze in een tweedimensionaal schema, opgebouwd naar de inzichten van de Frans-Zwitserse School, op te nemen zonder dit systeem hiermee geweld aan te doen. In sommige gevallen dient er de voorkeur aan gegeven te worden de bewuste coena buiten het schema te houden en zo nodig afzonderlijk te vermelden. Hierbij zou op eventuele relaties tot bepaalde syntaxa gewezen kunnen worden, zodat een interpretatie vanuit het schema mogelijk is.

Hoewel het Frans-Zwitserse systeem der plantengemeenschappen ongetwijfeld zijn deugdelijkheid en bruikbaarheid bewezen heeft, is het met betrekking tot het voorgaande niet van een zekere starheid vrij te pleiten. In de sub 2 en sub 3 genoemde gevallen zou daarentegen een indeling volgens synusiën op generlei principiële moeilijkheden stuiten. Het zal in de toekomst gewenst zijn bij onderzoek verricht overeenkomstig de Frans-Zwitserse methodiek grotere aandacht aan een indeling naar dit principe te schenken. In feite wordt bij de onderscheiding en classificatie van micro-associaties (epifytengemeenschappen, gemeenschappen op oude boomstronken, op molshopen etc.; zie ook *Didymodon recurvirostris-Tortella flavovirens*-ass., 8) reeds in deze geest gehandeld. Dat bij macro-associaties een overeenkomstige behoefte bestaat, blijkt niet alleen uit de hier aangehaalde voorbeelden. Wanneer TÜXEN „Schleiergesellschaften” onderscheidt – gerangschikt onder het *Senecion fluviatilis* Tx. (47) 50 –, die ruimtelijk vervlochten zijn met bepaalde wilgenstruwelen of rietvegetaties, doet hij in wezen niets anders dan bepaalde synusiën uit de structureel meer gecompliceerde coena lichten om deze op één lijn te stellen met de syntaxa der Frans-Zwitserse School. Zeer laconiek merkt hij dan ook op dat „bisher die Assoziationen des *Senecion fluviatilis*-Verbandes nicht von den *Salix*-Gesellschaften getrennt wurden, deren Aufnahmen daher oft nicht rein sind” (TÜXEN 1950 p. 163).

Er zij hier echter met nadruk op gewezen, dat men met twee verschillend gegrondveste systemen te maken heeft. Zowel de indeling naar synusiën als die welke zich op de fytoceenose baseert heeft specifieke mogelijkheden en beperkingen. Hieraan ontlenen beide systemen hun bestaansrecht. Een ondoordachte, openlijke dan wel verkapte, versmelting leidt evenwel tot een onmiskenbare tweeslachtigheid, die vertroebelend werkt. Hiermee wordt geenszins de mogelijkheid van een vruchtbare synthese der twee systemen a priori uitgesloten. Deze zal echter steeds een algehele heroriëntatie omtrent het indelingsprincipe vergen.

#### d. Indeling van de stof

De plantengemeenschappen werden op grond van de structuur, de dominerende levensvormen en de synoecologie ondergebracht in een vijftal hoofdstukken. De indeling binnen de hoofdstukken geschiedde aan de hand van de successie. Op deze wijze treden het overzicht over en het onderling verband tussen de gemeenschappen het duidelijkst aan het licht.

Omdat de hier gevolgde rangschikking in onderdelen niet steeds parallel loopt aan die volgens het algemene systeem der plantengezelschappen, gaat aan het Bijzondere gedeelte een overzicht vooraf, waarin de plaats van de hier beschreven gemeenschappen in dat systeem wordt aangegeven (p. 10). De indeling die door TÜXEN (1955a) voor N.W.-Duitsland werd opgesteld diende in dezen als leidraad.

Het successieschema van p. 12 geeft daarnaast het dynamische aspect der gemeenschappen weer. Het schema werd zo ingericht dat de gemeenschappen die boven elkaar staan overeenstemmen in structuur en overheersende levensvormen. Men kan aldus achtereenvolgens onderscheiden: (a) open pionierbegroeiingen, (b) gesloten mos- en korstmosbegroeiingen, (c) droge duingraslanden, (d) dwergstruwelen, (e) opgaande struwelen en (f) bossen. De rangschikking in horizontale zin geschiedde naar afnemend zandtransport (pioniergemeenschappen) en afnemend kalkgehalte. In tegenstelling tot het eerste overzicht is het successieschema in belangrijke mate een resultaat van dit onderzoek. Wegens zijn algemeen synthetische karakter werd het in het eerste gedeelte opgenomen.

## II. VERKLARINGEN

### a. Nomenclatuur

De hier toegepaste idiosystematische nomenclatuur is in overeenstemming met:

HEUKELS & VAN OOSTSTROOM, 1956 (*Cormophyta* met uitzondering van het geslacht *Taraxacum*),

HEGI, 1906-'31, 2de dr. 1935- (infraspecifieke taxa voor zover niet opgenomen in de vorige flora),

VAN SOEST, 1957 (*Taraxacum*),

VAN DER WIJK & MARGADANT, 1947 (*Bryophyta*),

ERICHSEN, 1957 (*Lichenes*).

Voor de auteursnamen der taxa wordt naar deze publikaties verwezen.

Bij de volgende, merendeels voor de duinen kenmerkende planten werden in tekst en tabellen de infraspecifieke taxa als regel niet vermeld:

*Anthyllis vulneraria* var. *maritima*,  
*Festuca ovina* var. *frisica*,  
*F. rubra* var. *arenaria*,  
*Galium verum* var. *litorale*,  
*Jasione montana* var. *litoralis*,  
*Lotus corniculatus* subvar. *ciliatus*,  
*Luzula campestris* subsp. *campestris*,  
*Ononis repens* var. *mitis*,  
*Salix repens* subsp. *arenaria*,  
*Senecio jacobaea* var. *flosculosus*,  
*Viola canina* var. *dunensis*,  
*V. rupestris* var. *arenaria*,  
*V. tricolor* subsp. *curtisii*,  
*Ditrichum flexicaule* var. *densum*,  
*Tortula ruralis* var. *arenicola*.

De namen der vegetatie-eenheden werden geschreven als afleiding van één of twee kenmerkende of constante taxa. Bij de lagere eenheden van het Frans-Zwitserse systeem werden de namen der taxa onvervormd in die der syntaxa opgenomen, zodat van een *Stellaria (media)*-variant, *Koeleria (albescens)*-sub-associatie en een *Erodium (glutinosum)*-*Phleum (arenarium)*-associatie wordt gesproken. Overeenkomstig is gehandeld met gemeenschappen (coena), waarvan het in dit stadium nog niet mogelijk is de rangorde te bepalen: *Agrostis canina* var. *arida*-*Polytrichum juniperinum*-gemeenschap. De hogere eenheden hebben de gebruikelijke uitgangen *-ion* voor onderverbond en verbond, *-etalia* voor orde en *-etea* voor klasse; voor de verbinding van twee taxa is gebruik gemaakt van de uitgang *-o*.

De syntaxa der Frans-Zwitserse School worden op uiteenlopende wijze benoemd. Vooral namen van associaties verschijnen in velerlei gedaante. Naast de „klassieke” vorm (b.v. *Elymeto-Ammophiletum*) vindt men tegenwoordig veelvuldig een eenvoudiger en daarom praktischer vorm (i.c. *Elymo-Ammophiletum*), terwijl ook van de hier toegepaste naamgeving (*Elymus-Ammophila*-ass.) talrijke voorbeelden in de literatuur zijn aan te wijzen. Bovendien wordt af en toe het woord „gezelschap” in de betekenis van associatie gebruikt (TUXEN 1955: *Dryopteris robertiana*-Gesellschaft) en komen soms geografische aanduidingen in de namen



voor (*Agropyretum boreo-atlanticum*). Een grotere eenvormigheid in dit opzicht ware gewenst. Een consequente toepassing van de tweede vorm laat de publikatie van OBERDORFER (1957) zien. Echter hebben vormen op *-etum* het bezwaar dat er buiten de kring der Frans-Zwitserse vegetatiekundigen over het algemeen een andere betekenis aan wordt toegekend. Ook geeft de naamsverbuiging der taxa aanleiding tot moeilijkheden van verschillende aard; vooral in associatienamen doen deze zich gevoelen. Bij de hier voorgestane wijze van benaming ontbreken deze bezwaren.

## b. Tabellen

In de vegetatietabellen werd 30% van het beschikbare opnamemateriaal verenigd.

Bij de keuze der opnamen heb ik mij laten leiden door de overweging dat deze tabellen de verscheidenheid die binnen de vegetatie-eenheden heerst zo goed mogelijk tot uitdrukking dienen te brengen. In de meeste gevallen bleken 3 à 5 voorbeelden voldoende om zich aan de hand hiervan een goede voorstelling van de variaties van het bewuste coenon te kunnen vormen. Met de tabellen wordt dus in de eerste plaats beoogd een aanvulling op en illustratie van de tekst te geven. Als documentatiemateriaal zijn zij onvolledig. Zij zouden dit ook zijn indien zij alle in dit terrein gemaakte opnamen bevatten. Het volledige documentatiemateriaal ligt besloten in het totale plantendek van het onderzochte gebied. Voor analyse en synthese zijn het maken van vegetatie-opnamen en tabellen onmisbare hulpmiddelen. Uiteraard is echter in deze beschrijvingen van proefvlakten die gezamenlijk omtrent 0,1% van het onderzochte gebied beslaan, slechts een deel van het in het terrein waargenomen vastgelegd.

Van de algemene gegevens over de vegetatieopnamen, in de kop van de tabel opgenomen, behoeft de aanduiding van de plaats in het terrein („vindplaats”) een toelichting. De beide hiervoor opgegeven getallen stellen wat men zou kunnen noemen de coördinaten van de proefvlakte voor: het eerste getal geeft de afstand tot de duinvoet – d.i. de grenslijn tussen duinen en strand – in 100 m, het tweede heeft betrekking op de hoogte ten opzichte van de op het strand aanwezige km-palen (geïnterpoleerd in hm).

De taxa werden in de tabel gerangschikt naar hun voorkomen in de resp. vegetatielagen (boom-, struik-, kruid- en moslaag) en naar hun lokaal oecologisch gedrag. In verband met dit laatste werd onderscheid gemaakt tussen: (1) taxa deel uitmakend van de zg. karakteristieke combinatie, (2) taxa differentiërend voor de in de tabel opgenomen coena onderling en (3) overige taxa.

Sub (1). Onder karakteristieke combinatie van taxa wordt hier verstaan de som van de lokale kentaxa en de min of meer algemeen in de gemeenschap optredende taxa (constanten), voor zover deze laatste niet in andere ter plaatse aanwezige gemeenschappen duidelijk meer frequent, abundant of vitaal voorkomen. In de tabel werden deze taxa als volgt aangegeven:

- taxon dat deel uitmaakt van de karakteristieke combinatie
- a lokaal kentaxon van de betrokken gemeenschap (meestal associatie)

Sub (2). Differentiërend voor de ene gemeenschap of groep van gemeenschappen ten opzichte van de andere zijn taxa die met betrekking tot hun voorkomen in de bewuste eenheden evidente verschillen in massaontwikkeling, vitaliteit of fertiliteit vertonen. De taxa behoeven dus niet differentiërend in absolute zin te zijn. Eventueel laten de differentiërende taxa zich naar hun oecologisch gedrag in kleinere groepen onderverdelen. Door omlijning wordt in de tabel geaccentueerd voor welk coenon (welke coena) de taxa differentiërend zijn.

Sub (3). Nadere uiteenzetting is hier overbodig.

In de aldus ingerichte tabel is dus afgestapt van de gebruikelijke volgorde:

(1) kentaxa, achtereenvolgens van associatie, verbond, orde en klasse, (2) differentiërende taxa en (3) „begeleiders” (w.o. vele der constanten). Aan de laatste werkwijze kleefte namelijk het bezwaar dat gemeenschappen met weinig kentaxa of met kentaxa van geringe presentie – gevallen waarmee men in de praktijk vrij veel te maken heeft – op onbevredigende wijze in de tabel verschijnen. Daarenboven is onze kennis omtrent de waarde die in dit verband aan de taxa moet worden toegekend vaak ontoereikend en worden de taxa in dit opzicht door de diverse auteurs nog al eens verschillend beoordeeld.

Bij de hier toegepaste indeling van de tabel valt de volle aandacht op één van de meest kenmerkende eigenschappen der gemeenschap: de karakteristieke combinatie van taxa. Het bezwaar kan worden aangevoerd dat het laten prevaleren der plaatselijke omstandigheden een vergelijking met verwante coena uit andere gebieden bemoeilijkt. Hierin is tegemoet getreden doordat de kentaxa van vermoedelijke territoriale geldigheid als zodanig werden aangegeven. De opgaven steunen onder meer op HEUKELS & VAN OOSTSTROOM (1956), VAN LEEUWEN & DOING KRAFT (1955), OBERDORFER (1949, 1957), TÜXEN (1950, 1955b), TÜXEN & PREISING (1951) en WESTHOF e.a. (1946). De gebruikte symbolen hebben de volgende betekenis:

- A territoriaal kentaxon van de associatie
- V id. van het verbond
- O id. van de orde
- K id. van de klasse
- Δ differentiërend taxon van subassociatie of variant, uitsluitend van territoriale betekenis

Hoewel tijdens het maken der opnamen ook de sociabiliteit der soorten werd genoteerd (5-delige schaal van BRAUN-BLANQUET), heb ik deze in de hier gepubliceerde tabellen om verschillende redenen weggelaten.

Wanneer van een soort de abundantie of bedekking in een vegetatie wordt opgegeven, is het voor iemand die de soort uit natuurlijke begroeiingen kent meestal zeer wel mogelijk zich in het onderhavige geval een vrij juiste voorstelling van de sociabiliteit van de soort te vormen. Naast een functie van de standplaats is de sociabiliteit namelijk in hoge mate afhankelijk van de soort zelve. De opgave der sociabiliteit heeft daarom een beperkte waarde. Aan de andere kant brengt het aangeven van deze grootte, zoals dat in de vegetatiekunde gebruikelijk is, aanzienlijke onnauwkeurigheden met zich mee en doen zich veelvuldig gevallen voor die verschillend kunnen worden geïnterpreteerd.

Van grotere waarde acht ik het opgeven van de fenologische toestand en vitaliteit der soorten. Ik heb mij in deze publikatie moeten beperken tot enige opmerkelijke gevallen. De aanduidingen volgend op het cijfer voor gecombineerde schatting hebben deze betekenis:

- k kiemplant
- juv jonge plant
- fl bloeiend
- fr vruchtdragend
- ° verminderde vitaliteit
- ! grote vitaliteit, weelderige groei
- † afgestorven

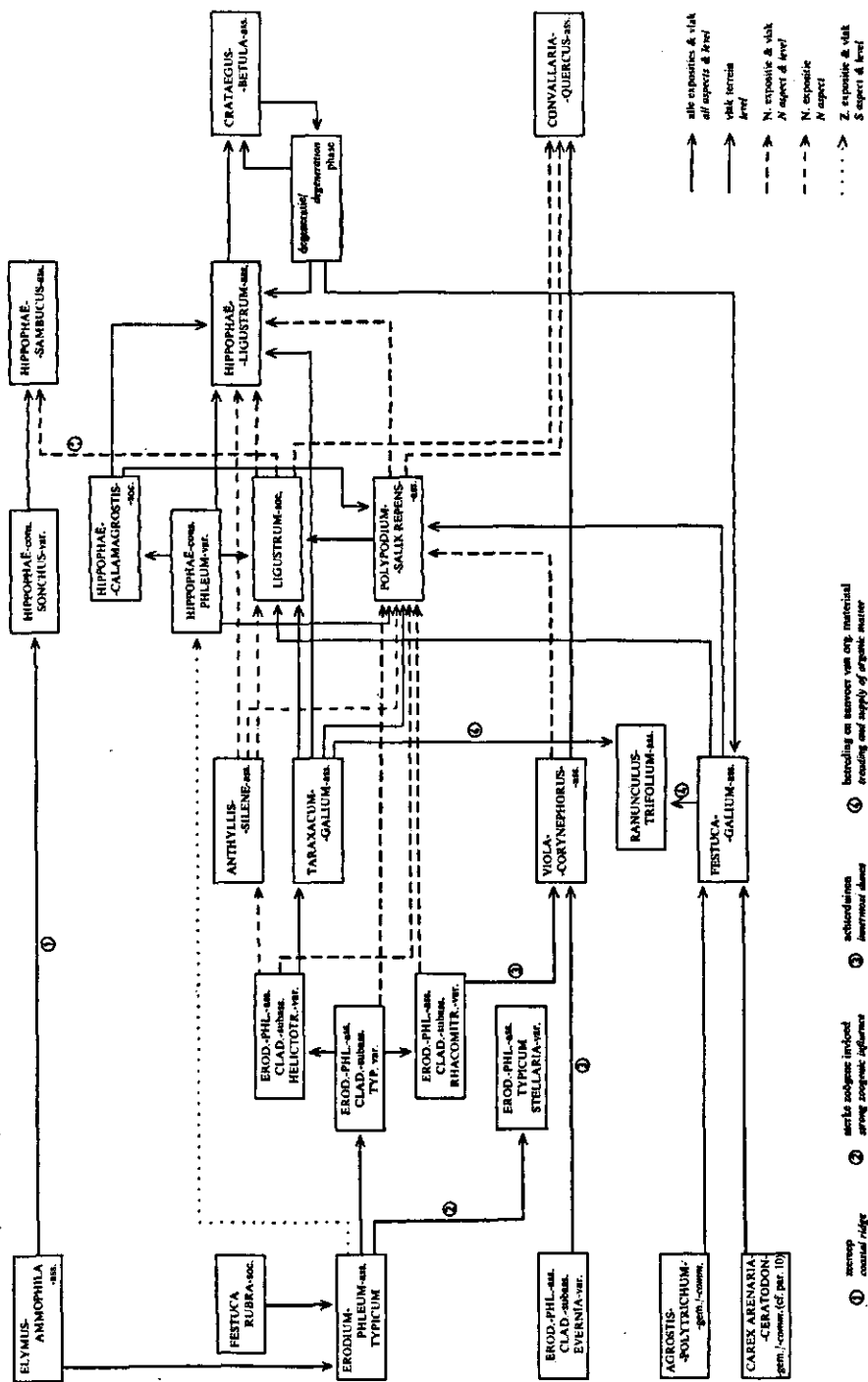
### III. OVERZICHT DER BESCHREVEN GEMEENSCHAPPEN (INGERICHT NAAR ORGANISATIEHOOGTE EN FLORISTISCHE VERWANTSCHAP)

ARRANGEMENT OF THE COMMUNITIES (ACCORDING TO HEIGHT OF ORGANISATION  
AND FLORISTICAL RELATIONSHIP)

	Par.
Ammophiletea	
Elymetalia arenarii	
Agropyro-Minuartion peploides	
Elymus arenarius-Agropyron junceum-ass. . . . .	1
Ammophilion borealis	
Elymus arenarius-Ammophila arenaria-ass. . . . .	2
Corynephoretea canescentis	
Corynephoretalia canescentis	
Corynephorion canescentis	
Viola canina var. dunensis-Corynephorus canescens-ass. . . .	5
Isoëto-Nanojuncetea	
Isoëtalía	
Nanocyperion flavescentis	
Centaurium vulgare-Sagina nodosa var. moniliformis-ass. . . .	12
Cakiletea maritimae	
Cakiletalia maritimae	
Salsolo-Minuartion peploides	
Cakile maritima-soc. . . . .	29
Stellarietea mediae	
Chenopodietalia albi	
Sisymbrium officinalis	
Hordeum murinum-Bromus sterilis-ass. . . . .	28
Bromus tectorum-Corispermum hyssopifolium-ass. . . . .	27
Plantaginetea majoris	
Plantaginetalia majoris	
Polygonion avicularis	
Sagina procumbens-Bryum argenteum-ass. . . . .	26
Plantago major-Lolium perenne-ass. . . . .	25
Artemisietea vulgaris	
Onopordetalia acanthii	
Onopordion acanthii	
Echium vulgare-Melilotus albus-ass. . . . .	30
Eu-Arction . . . . .	32
Phragmitetea	
Phragmitetalia eurosibirica	
Phragmition eurosibiricum	
Phragmites communis-soc. . . . .	13

	Par.
Festuco-Brometea	
Festuco-Sedetalia acris	
Koelerion albescentis	
Festuca rubra var. arenaria-soc. . . . .	3
Onderverbond / <i>Sub-all.</i> Erodio-Koelerion (cf. par. 7)	
Erodium glutinosum-Phleum arenarium-ass. . . . .	4
Onderverbond / <i>Sub-all.</i> Luzulo-Koelerion (cf. par. 7)	
Taraxacum obliquum-Galium verum var. litorale-ass. . . . .	6
Anthyllis vulneraria var. maritima-Silene nutans-ass. . . . .	7
Festuca ovina var. frisia-Galium verum var. litorale-ass. . . . .	10
Thero-Airion	
Agrostis canina var. arida-Polytrichum juniperinum-gemeen-	
schap / -community . . . . .	9
Ranunculus bulbosus-Trifolium striatum-ass. . . . .	11
Scheuchzerio-Caricetea fuscae	
Juncus articulatus- & J. subnodulosus-soc. . . . .	13
Salicion arenariae	
Polypodium vulgare-Salix repens subsp. arenaria-ass. . . . .	15
Alnetea glutinosae	
Alnetalia glutinosae	
Alnion glutinosae . . . . .	23
Quercetea robori-petraeae	
Quercetalia robori-petraeae	
Quercion robori-petraeae	
Convallaria majalis-Quercus robur-ass. . . . .	19
Querco-Fagetea	
Prunetalia spinosae	
Berberidion vulgaris	
Ligustrum vulgare-soc. . . . .	16
Hippophaë rhamnoides-Sambucus nigra-ass. . . . .	17
Hippophaë rhamnoides-Ligustrum vulgare-ass. . . . .	18
Populetales albae	
Alno-Ulmion	
Onderverbond / <i>Sub-all.</i> Ulmion	
Crataegus monogyna-Betula pubescens-ass. . . . .	20
Onderverbond / <i>Sub-all.</i> Alnion glutinoso-incanae . . . . .	21
Salicion albae . . . . .	22
Niet opgenomen / <i>Not listed:</i>	
Didymodon recurvirostris-Tortella flavovirens-ass. . . . .	8
Asparagus officinalis var. prostratus-Allium vineale-gemeenschap /	
-community . . . . .	31
Hippophaë rhamnoides-consoc. . . . .	14
<i>Meded. Landbouwhogeschool, Wageningen 60 (10), 1-135 (1960)</i>	11

# Successieschema/Outline of succession



## B. BIJZONDER GEDEELTE

### I. GEMEENSCHAPPEN VAN HET OPEN EN DROGE DUIN

#### INLEIDING

Met „open duin” is bedoeld het duin, bedekt door diverse al dan niet gesloten begroeiingen van kruiden, grassen, mossen of korstmossen. Het staat dus tegenover het met struweel of bos begroeide duin.

Gezamenlijk nemen deze gemeenschappen het grootste deel der Wassenaarse duinen in. Zij treden op: (1) Waar het milieu de successie tot struweel of bos verhindert. Dit is o.m. het geval bij te harde wind, te krachtig zandtransport, te sterke konijnevraat, te frequente betreding, eventueel te intensieve insolatie. Bij de bijzondere behandeling zal hieraan nadere aandacht worden geschonken. (2) Waar de vegetatie zich in een te jong stadium bevindt om reeds tot het ontstaan van struweel of bos aanleiding te hebben gegeven. In de eerste plaats moet hier gedacht worden aan de verjongende invloed die konijn en mens gedurig op de vegetatie uitoefenen door verwonding van het vegetatiedek, indirect door de eventueel hieruit voortvloeiende secundaire verstuiwing. Daarnaast bestaan er duidelijke aanwijzingen dat ook op langere termijn de betekenis van de factor tijd niet onderschat moet worden. Tot diep in de vorige eeuw zijn uitgestrekte delen der Wassenaarse duinen onderworpen geweest aan krachtige verstuiwingen. Een duidelijke verbetering in de begroeiingstoestand van het duin schijnt omstreeks 1880 ingetreden te zijn (zie o.m. VUYCK 1898). Dat de verdere consolidering van het duin zich tot in onze tijd heeft voortgezet, blijkt uit een recent onderzoek, waarbij aan het licht is gekomen, dat gedurende de afgelopen dertig jaar de struwelen in enige grote, over het terrein verspreid liggende proefperken zich op grote schaal hebben uitgebreid ten koste van de begroeiingen van het open duin (BOERBOOM & VAN DER WERF, in voorbereiding). Men bedenke dat deze verschuiving plaats greep in weerwil van de hoge tot zeer hoge konijnenstand, welke gedurende die periode heerste.

Aan de huidige toestand der begroeiing vallen geen argumenten te ontleen die erop zouden duiden dat deze ontwikkeling zich niet in de toekomst zou voortzetten. Temeer is een verdere areaalvermindering van de vegetaties met overwegend niet-houtige gewassen te verwachten, nu de invloed van de konijnen sinds het uitbreken van de myxomatose sterk afgenomen is. Op de rol die de mens in dit verband nog spelen zal (beplanting, recreatie, waterinfiltratie) kan hier niet nader worden ingegaan.

De gemeenschappen van dit hoofdstuk vormen een zeer heterogene groep. Zowel diverse open vegetaties – pionierbegroeiingen onder synoecologisch uiteenlopende omstandigheden – als gesloten, grazige begroeiingen, latere successiestadia vertegenwoordigend, maken er deel van uit. In enige gemeenschappen overwegen geofyten (*Elymus-Agropyron*- en *Elymus-Ammophila*-ass.), in andere treden chamaefyten, deels ook therofyten, sterk op de voorgrond (*Erodium-Phleum*-, *Viola-Corynephorus*- en *Didymodon-Tortella*-ass.), terwijl in nog andere hemicryptofyten de toon aangeven (*Taraxacum-Galium*-, *Anthyllis-Silene*- en *Festuco-Galium*-ass.). Het merendeel der gemeenschappen blijft in zijn verbreiding in hoofdzaak of vrijwel geheel tot een bepaalde zone beperkt, maar enkele kunnen in nagenoeg het gehele terrein aangetroffen worden (sociatie van *Festuca rubra* var. *arenaria*, *Erodium-Phleum*-ass.). De geringe onderlinge verwantschap der gezelschappen beperkt de mogelijkheden van een gezamenlijke behandeling.

1. ELYMUS ARENARIUS-AGROPYRON JUNCEUM-ASS. (BR.-BL. ET DE L. 36) Tx. 55  
SYN. AGROPYRETUM BOREO-ATLANTICUM BR.-BL. ET DE L. 36; MINUARTIO-AGROPYRETUM  
JUNCEI TX. 55; ELYMO-AGROPYRETUM JUNCEI TX. 55

a. Inleiding

De *Elymus arenarius-Agropyron junceum*-ass. vormt pionierbegroeiingen op zandige zeestranden, waar de kust aangroeit of min of meer stationair is. De gemeenschap ontwikkelt zich boven de lijn van gemiddeld hoog water, doch wordt bereikt door hoge vloedden.

Reeds vele malen werd de gemeenschap beschreven. WESTHOFF (1947: *Agropyretum boreo-atlanticum*) noemde reeds 22 publikaties, waarin 10 synoniemen gebruikt worden. Ook in de literatuur uit de laatste tijd vindt men een aantal vermeldingen (zie onder c).

De in de Nederlandse vegetatiekundige literatuur meestal toegepaste naam *Agropyretum boreo-atlanticum* werd door BRAUN-BLANQUET & DE LEEUW (1936) ingevoerd met betrekking tot Ameland. Zoals de naam reeds aanduidt, dacht men zich het areaal van deze gemeenschap in hoofdzaak Noordatlantisch (cf. WESTHOFF e.a. 1946, WESTHOFF 1947). Eerst door BRAUN-BLANQUET & TÜXEN (1952) werd een duidelijk onderscheid gemaakt tussen een Zuidatlantische associatie (*Euphorbio-Agropyretum juncei* Tx. 45 msc.) en een Noordatlantische *Agropyron*-associatie. Voor deze laatste gemeenschap bediende TÜXEN zich in zijn latere publikaties van de namen *Minuartio-Agropyretum juncei* (1955a, 1956) en *Elymo-Agropyretum juncei* (1955b, 1957). Omdat geografische aanduidingen in associatienamen vermeden dienen te worden (BRAUN-BLANQUET 1951 p. 19, MEYER DREES 1951 p. 194), verdient de term *Agropyretum boreo-atlanticum*, die overigens prioriteit heeft, geen aanbeveling. NORDHAGEN (1940) maakt op andere gronden bezwaar tegen deze naam en wel wegens het voorkomen van een *Agropyron repens*-gezelschap op vloedmerken langs Noordwesteuropese kusten (*Agropyretum repens maritimum* Nordhagen 40). Hier zal de naam *Elymus arenarius-Agropyron junceum*-ass. worden aangehouden.

b. Ontstaan, floristische samenstelling, lokale verbreiding en successie

Zonder dat organismen hierbij een essentiële rol spelen doet de wind op het strand boven de lijn van gemiddeld hoog water verschillende vormen van miniatuurduinen ontstaan („physikalische Dünenformen”, VAN DIEREN 1934). Slechts een enkele maal vestigt zich in ons gebied op dergelijke duintjes *Agropyron junceum*, waarvan dan weinige verspreide spruiten tot ontwikkeling komen. Andere soorten werden nooit aangetroffen, maar het is niet ondenkbaar, dat ook *Cakile maritima* – niet zeer zeldzaam in de nabij gelegen begroeiingen der *Elymus-Ammophila*-ass. (zie onder 2) – af en toe in dit milieu kiemt. *Honckenya peploides* ontbreekt in het strand- en duingebied ten noorden van Scheveningen.<sup>1)</sup> Aldus treden op het strand sporadisch fragmenten van de *Elymus-Agropyron*-ass. op, welke daar een efemeer bestaan leiden. Omdat de duinvoet ter hoogte van Scheveningen en Wassenaar plaatselijk stationair, doch overwegend aan een geringe afslag onderhevig is, wordt de zich vormende jonge duinrug („*Dunus embryonalis fundatus*”, VAN DIEREN l.c.) namelijk gedurende herfst- en winterstormen als regel weer afgebroken. Direct aan de duinvoet grenzend kan een smalle *Agropyron*-gordel daarentegen langer stand houden. Hier

<sup>1)</sup> Op steenglooingen langs de Scheveningse Boulevard komt *Honckenya* plaatselijk massaal voor.

treedt tevens *Ammophila arenaria* op. Op de zeewaartse helling van de eerste zeereep treft men hier en daar nog vegetaties aan met *Agropyron junceum* als dominerende soort. Waarnemingen omtrent een successie ontbreken.

### c. Regionale verbreiding

De *Elymus-Agropyron*-ass. wordt aangetroffen langs de Noordwesteuropese kusten. Binnen Nederland is de associatie vooral bekend van: (a) de kust der Waddeneilanden (HOLKEMA 1870, VAN DIEREN 1934, BRAUN-BLANQUET & DE LEEUW 1936, WESTHOFF e.a. 1946, WESTHOFF 1947, DE VRIES 1949, SCHROEVERS 1951, WESTHOFF 1951a, 1954) en (b) het estuariëengebied (DE LEEUW 1934, VAN DER KLOOT 1937, WEEVERS 1940, WESTHOFF e.a. 1946, WESTHOFF & BEEFTINK 1950, WESTHOFF 1951b, MÖRZER BRUIJNS e.a. 1953). Daarbuiten wordt de associatie vermeld van (a) de Engelse oost- en westkust (TANSLEY 1911, WATSON 1918, DARBISHIRE 1924, TANSLEY 1949), (b) de Noordfranse en Belgische kust (MASSART 1908, HOCQUETTE 1927, LOUIS & LEBRUN 1942, LEBRUN e.a. 1949, DEN HARTOG & SCHROEVERS 1951, LAMBINON 1956), (c) de Oost- en Noordfriese eilanden (BUCHENAU 1889, GRAEBNER 1910, CHRISTIANSEN 1927, TÜXEN 1937, 1955a en b, 1956, TÜXEN & BÖCKELMANN 1957) en (d) Denemarken (IVERSEN 1936, BÖCHER 1941, 1945). De gemeenschap vertoont over het gehele areaal een grote uniformiteit.

Langs de Duitse Oostzeekust is de *Elymus-Agropyron*-ass. minder algemeen en veelal fragmentair ontwikkeld, vooral doordat *Agropyron junceum* nog slechts lokaal optreedt en naar het oosten steeds zeldzamer wordt. ONNO (1933) noemt de soort niet voor de Lübecker Bucht. Op Darss treedt *Agropyron junceum* in de embryonale duintjes op (REINKE 1911, LIBBERT 1940), samen met *Honckenya peploides* en *Elymus arenarius*, maar ook – verband houdend met het lage keukenzoutgehalte van het zeewater – met *Ammocalamagrostis baltica*, *Scirpus maritimus* en *Phragmites communis*. Verder oostelijk speelt *Agropyron junceum* nauwelijks meer een rol, hoewel de soort tot in Oost-Pruisen (STEFFEN 1931) en de Baltische staten (HULTÉN 1950) voorkomt. Hier zijn het *Honckenya peploides*, *Cakile maritima* en *Elymus arenarius* (PREUSS 1912, REGEL 1928, STEFFEN 1931), die als eerste duinvormers fungeren.

De publikatie van NORDHAGEN (1940) geeft aanwijzingen omtrent het voorkomen van de associatie in Noorwegen. Echter treft men *Agropyron junceum* ook hier slechts zeer lokaal aan en niet noordelijker dan 63° (HULTÉN 1950). *Honckenya peploides*, welke soort de Noordkaap bereikt, is veel algemener, maar is niet aan een zandig strand gebonden. Hetzelfde geldt voor *Elymus arenarius*.

De desintegratie van de gemeenschap in Noord-Europa blijkt voorts uit BARKMANS beschrijvingen der Noordschotse duinvegetaties (1950). Volgens deze auteur treedt de overigens zeldzame *Agropyron junceum* hier veelal op in combinatie met *Ammophila arenaria*, terwijl *Honckenya* aan de voet der duintjes een éénsoortige begroeiing vormt.

ANDERSSON (1950) onderscheidt voor de Zuidzweedse kust evenmin een afzonderlijk *Agropyretum*. Op de vloedmerkvegetatie (*Cakiletum maritimae*) volgt de *Elymus-Ammophila*-ass., in welke gemeenschap *Agropyron junceum* regelmatig optreedt en waarvoor de soort als kenmerkend wordt beschouwd. Men zie in dit verband eveneens TÜXEN & BÖCKELMANN 1957.

In Zuid-Ierland wordt de sub a ter sprake gekomen vicariërende *Euphorbia paralias-Agropyron junceum*-ass. (Tx. 45 msc.) Br.-Bl. et Tx. 52 aangetroffen



(BRAUN-BLANQUET 1951 p. 538 als *Agropyretum boreo-atlanticum*). Deze gemeenschap is aanmerkelijk rijker aan soorten. *Euphorbia paralias*, *Convolvulus soldanella* en *Eryngium maritimum* treden regelmatig en veelal abundant op; daarnaast vindt men enige eveneens mediterraan-atlantische soorten, welke in de noordelijke associatie geheel verstek laten gaan, zoals *Diotis maritima*. In negatieve zin onderscheidt de gemeenschap zich door het ontbreken van *Elymus arenarius* en *Ammocalamagrostis baltica*. Ook langs de Atlantische kusten van Frankrijk en althans een deel van Iberië treft men de *Euphorbia-Agropyron*-ass. aan (CHERMEZON 1920, OLIVER 1926, KÜHNHOLTZ-LORDAT 1927a en b, 1931, ALLORGE 1941, DUCHAUFOUR 1948, TURMEL 1949, JOVET 1954, RALLET 1954, VANDENBERGHEN 1958). *Honckenya peploides*, minder algemeen dan in de *Elymus-Agropyron*-ass., vormt in sommige gevallen een afzonderlijke gordel meer zeewaarts (ABBAYES 1947).

In het mediterrane gebied vicariëert de associatie van *Agropyron junceum* subsp. *mediterraneum* en *Cyperus mucronatus* (Kühnh.) Br.-Bl. 33. .

## 2. ELYMUS ARENARIUS-AMMOPHILA ARENARIA-ASS. SYN. ELYMETO-AMMOPHILETUM (WARMING 09) BR.-BL. ET DE L. 36

### a. Floristische samenstelling en lokale verbreiding

Op plaatsen die buiten het bereik van springtij aan een sterke zandsedimentatie onderworpen zijn ontwikkelt zich de *Elymus arenarius-Ammophila arenaria*-ass..

In zijn fraaiste vorm vindt men het gezelschap op de top van de zeereep. Het heeft er de typische structuur van een pioniervegetatie: éénsoortige aggregaten („families” in de zin van CLEMENTS) vormen geïsoleerde horsten, onderling gescheiden door onbegroeid zand. In een later stadium kunnen de zich vegetatief uitbreidende horsten elkaar bovengronds raken, waardoor plaatselijk een mozaïekstructuur ontstaat. Door de losse opbouw van de „families” heeft een onderlinge doordringing plaats. Een volledige sluiting bereikt de vegetatie nooit.

*Ammophila arenaria* is als regel dominant. Lokaal kunnen (co)domineren *Ammocalamagrostis baltica*, *Elymus arenarius* en *Festuca rubra*, de laatste soort zowel in de subsp. *dumetorum* als in de var. *arenaria*.<sup>1)</sup> *Ammophila arenaria*, *Agropyron junceum*, *Festuca rubra* en *Sonchus arvensis* zijn constant. *Cakile maritima* is vrij zeldzaam, *Agropyron littorale* eveneens. De genoemde soorten kenmerken zich door een grote vitaliteit; een uitzondering vormt slechts *Agropyron junceum*, welke soort desalniettemin nog vrij vaak het bloeistadium bereikt. Bovendien dringen nu en dan *Cirsium arvense*, *Cynoglossum officinale*, *Poa pratensis*, *Rubus caesius* en *Senecio vulgaris* de gemeenschap vanuit de aangrenzende vegetatie binnen; de habitus van deze planten wijst er veelal op dat zij zich hier op de grens van hun bestaansmogelijkheden bevinden.

Een geheel ander aanzien vertoont de associatie op de zeewaarts gerichte helling van dezelfde zeereep. Onder invloed van elkaar afwisselende perioden van geringe kustafslag, stilstand en geringe kustaanwas vormde zich nl. een vrij steil duinklif („*Dunetum abruptum retractum*”, VAN DIEREN 1934). Helm werd hier veelal aangeplant. Wanneer de duinvoet gedurende een reeks van jaren min of meer stationair is, handhaaft de helm zich. *Ammocalamagrostis baltica* (eventueel tegelijkertijd aangeplant met *Ammophila*), *Elymus arenarius*, *Cakile maritima*,

<sup>1)</sup> Tussen beide taxa komen vele overgangen voor.

*Agropyron junceum*, *Sonchus arvensis* (ontbrekend op het laagste deel van de helling) en *Festuca rubra* (vnl. langs de bovenrand) associëren zich met *Ammophila* en er ontstaat een begroeiing die in floristische samenstelling nauwelijks van de vegetatie op de top van de zeereep afwijkt. Fysiognomisch zijn de verschillen daarentegen evident. Alle soorten blijven thans relatief klein en maken een weinig vitale indruk. *Ammophila* vormt er niet de dichte en helder blauwgroene pollenspruiten, maar verspreide, reeds vroegtijdig geelgroen verkleurende spruiten, waardoor meer overeenkomst ontstaat met de groeiwijze van de soort in gesloten grazige vegetaties op grotere afstand tot de kust. Ook *Elymus* vertoont slechts een geringe sociabiliteit. Incidenteel bereiken alleen *Agropyron junceum*, *Cakile maritima* en *Sonchus arvensis* het bloeistadium. De vegetatie houdt zich ter plaatse kennelijk slechts moeizaam staande. Dit is een gevolg van het heersende milieu, dat voor het ontstaan van de *Elymus-Ammophila*-ass. weinig gunstig is (combinatie van geringe zandsedimentatie en ongebroken zeewind), maar vestiging van andere gemeenschappen volledig uitsluit.

Buiten de zeereep is de zandverstuiving slechts in enige zeldzame gevallen van voldoende omvang om tot het ontstaan van de *Elymus-Ammophila*-ass. aanleiding te geven. De associatie is hier bovendien steeds fragmentair ontwikkeld. Meestal vormt *Ammophila* de enige soort, soms treft men *Ammocalamagrostis baltica* aan. In een zone met geringere zandsedimentatie treedt tevens *Festuca rubra* op (hier var. *arenaria*). Een speciaal geval deed zich voor, waar meeuwen zich in een dergelijk stuivend duintje ophielden en *Agropyron repens* domineerde.

#### b. Successie

Aan de voet van de zeereep ontwikkelt de *Elymus-Ammophila*-ass. zich wellicht incidenteel uit de *Elymus-Agropyron*-ass.. Elders in het Wassenaarse duingebied treedt de gemeenschap op als pionierbegroeiing bij krachtige zandaanvoer. Dat dit milieu tegenwoordig zeldzaam is en vrijwel beperkt blijft tot een smalle zone van de zeereep, werd reeds betoogd. Aangezien de kustlijn in het onderhavige gebied nergens enige aanwas van betekenis vertoont, ontbreekt de initiale fase van de gemeenschap vrijwel. *Festuca rubra* (op vele plaatsen langs de kusten van Oost- en Noordzee eerst aan de binnenzijde van de zeereep optredend), treft men in verband hiermee reeds op de top, in enkele gevallen zelfs op de loefzijde van de zeereep aan. Hoewel de soort bij geringere zandafzetting en toenemende beschutting neiging heeft zich uit te breiden, valt van een hiermee verband houdende gordeling weinig te bespeuren.

Een belangrijke wijziging in de vegetatie treedt eerst op, wanneer de duindoorn zich vestigt. Veelal geschiedt dit doordat deze heester van een aangrenzende begroeiing uit binnendringt. Zaden kunnen echter ook rechtstreeks door vogels aangevoerd worden. De jonge duindoorns verdragen een zekere mate van overstuiving. Soorten uit de *Elymus-Ammophila*-ass. kunnen zich in het tot ontwikkeling komende struikgewas geruime tijd handhaven – zij het deels met verminderde vitaliteit (*Hippophaë*-consociatie variant met *Sonchus arvensis*). Bij voldoende beschutting tegen de zeewind ontstaat echter een gesloten en opgaand struweel, dat hiertoe te weinig licht doorlaat (*Hippophaë rhamnoides-Sambucus nigra*-ass.).

#### c. Regionale verbreiding en differentiatie

Het areaal van deze associatie wordt door diverse auteurs verschillend opgegeven, in verband met de uiteenlopende floristische omgrenzing die zij aan haar

toekennen. WESTHOFF (1947) ging de regionale differentiatie van het gezelschap na, dat floristisch ruim door hem wordt opgevat. Van de Portugese kust af blijkt de samenstelling zich noordwaarts zeer geleidelijk te wijzigen: de atlantisch-mediterrane soorten vallen één voor één uit (o.a. *Euphorbia paralias*, *Calystegia soldanella* en *Eryngium maritimum*), terwijl de niet in de mediterrane regio voorkomende soorten stuk voor stuk hun intrede doen (*Honckenya peploides*, *Elymus arenarius*, *Lathyrus maritimus*). De beide uitersten hebben hierdoor vrijwel geen soorten meer gemeen. WESTHOFF wijst op grond van dit continue verloop een indeling in „geografische varianten” af. De regionaal sterk gedifferentieerde *Elymus-Ammophila*-ass. strekt zich daardoor volgens hem uit van Portugal tot IJsland en de Witte Zee. Dit standpunt is niet houdbaar. BRAUN-BLANQUET & TÜXEN (1952) lieten zich dan ook door het belangrijke onderscheid in floristische samenstelling tussen het Zuidatlantische en het Noordatlantisch-Baltische *Ammophiletum* leiden bij de opstelling van een *Euphorbia paralias*-*Ammophila arenaria*-ass. naast een *Elymus arenarius*-*Ammophila arenaria*-ass.. De eerste gemeenschap geven zij op voor Ierland, Engeland en de Franse Atlantische kust en Kanaalkust tot België; de tweede voor de Z.- en O.-kusten van de Noordzee en de W.-kusten van de Oostzee.

Nederland ligt volgens deze indeling in het areaal van de *Elymus-Ammophila*-ass., hetgeen met het min of meer regelmatig voorkomen van *Elymus* en *Ammodramagrostis* enerzijds, het sporadisch optreden van *Euphorbia paralias*, *Convolvulus soldanella* en *Eryngium maritimum* anderzijds in overeenstemming is.

Een voorpost van de Zuidatlantische gemeenschap vormen de aan *Euphorbia* en *Eryngium* zo rijke begroeiingen op het Groene Strand van Voorne. In 1958 werd hier in een verwante begroeiing ook *Convolvulus soldanella* ontdekt.

WESTHOFF (1947) vestigde de aandacht op de versmalling in oecologische amplitude, die de drie genoemde mediterraan-atlantische soorten in noordwaartse richting te zien geven.<sup>1)</sup> In verband hiermee meende hij eerst ten noorden van Texel, waar deze soorten zich tot de terminale fase van de *Elymus-Ammophila*-ass. beperken, onderscheid te kunnen maken in een *typicum* en een subass. van *Festuca rubra* subsp. *dumetorum*. Het is echter gebleken dat deze onderverdeling van de *Elymus-Ammophila*-ass. eveneens in Zeeland en langs de Belgische kust kan worden doorgevoerd (BEEFTINK 1951, MÖRZER BRUIJNS e.a. 1953, LEBRUN e.a. 1949, LAMBINON 1956). TURMEL (1949) en VANDENBERGHEN (1958) maken melding van een analoge geleiding in de *Euphorbia-Ammophila*-ass. van Normandië en Bretagne.

Lokaal geeft het optreden van één of enkele soorten in de *Elymus-Ammophila*-ass. aanleiding tot een enigszins afwijkende begroeiing. Zo treft men *Oenothera muricata* var. *ammophila* in de associatie aan op de Waddeneilanden tot de Deense kust; *Vicia cracca* var. *leptophylla* langs de W.-kust van Jutland; *Linaria odora*, *Petasites tomentosus* en *Tragopogon floccosus* in Oost-Pruisen. Ook *Sonchus arvensis*, zo karakteristiek voor de *Elymus-Ammophila*-ass. der oostelijke Noordzeekusten, komt buiten dit gebied slechts zeldzaam in de gemeenschap voor. LIBBERT (1940) zag in het algemene voorkomen van *Honckenya peploides* in de *Elymus-Ammophila*-ass. van de Darss een lokaal verschijnsel. Hij schroomde zelfs niet een subassociatie van *Honckenya peploides* af te scheiden. WESTHOFF (1947 msc.) toonde aan, dat het optreden van deze soort in de *Elymus-Ammo-*

<sup>1)</sup> Onlangs werd dit verschijnsel door DOING KRAFT (1959) aan de hand van enige andere soorten gedemonstreerd en in een meer algemeen daglicht gesteld.

*phila*-ass. – dat volstrekt niet tot de Darss beperkt blijft – samenhangt met de hoogte boven het grondwater en derhalve met het tij-verschil.

### 3. *FESTUCA RUBRA* VAR. *ARENARIA*-SOCIATIE

*Festuca rubra* var. *arenaria* vormt plaatselijk ijle begroeiingen waarin men nauwelijks enige andere soort aantreft. Deze sociaties maken vrijwel steeds deel uit van een zich over weinige meters uitstreckende zonerings, tot stand gekomen onder invloed van secondaire verstuiwing. De mate van zandaanvoer werkt hierbij bepalend op de aard der vegetatie. Om een duidelijk beeld van deze begroeiing te verkrijgen is het gewenst haar in samenhang met de aangrenzende vegetaties te beschouwen. Wanneer de wind, als regel na een oppervlakkige terreinverwonding, vat krijgt op de bodem en het duinzand tot hernieuwde verstuiwing brengt, vormt zich een windkuilduin („*Dunus erumpens*”, VAN DIEREN 1934). Aan de zijzijde van de stuifkuil bevindt zich een zone met maximale zandaanvoer. Hier hebben slechts enige pollen *Ammophila arenaria* en eventueel *Ammocalamagrostis baltica* postgevat. Op iets grotere afstand doet *Festuca rubra* haar intrede. *Ammophila*, eventueel *Ammocalamagrostis*, beperkt zich in hoofdzaak tot de zone met de sterkste zandsedimentatie. Aan de andere kant kunnen soorten uit de *Erodium-Phleum*-ass. (zie onder 4) zich eerst bij een aanmerkelijk zwakkere overstuiving vestigen. Tussen de *Ammophila*-begroeiing en de *Erodium-Phleum*-ass. voegt zich daardoor een zone in, die volkomen beheerst wordt door *Festuca rubra*. Bij toenemende afstand tot de stuifkuil en een dienovereenkomstige vermindering van de zandsedimentatie verandert er weinig in de abundantie en vitaliteit van *Festuca rubra*, maar soorten uit de *Erodium-Phleum*-ass. doen thans successievelijk hun intrede: eerst veelal *Sedum acre* en *Cerastium semidecandrum*, één of enige decimeters verder *Koeleria albescens*, *Ononis repens*, *Viola tricolor* e.a.. Nog een schrede verder beheerst *Tortula ruralis* het beeld. Een voorbeeld van een dergelijke vegetatiegordeling vindt men in tab. 1.

Op plaatsen, waar de bodem tot op relatief grote diepte ontkalkt is en bij de verstuiwing kalkarm zand afgezet wordt, treden deels andere soorten in deze laatste zone van de *Festuca rubra*-sociatie op. Naast *Viola tricolor* en *Galium verum* spelen *Corynephorus canescens* en vooral *Carex arenaria* hier een rol. Lokaal bleek *Convolvulus arvensis* onder deze omstandigheden tot dominantie te kunnen komen. De hier geschetste vegetatiezonerings is slechts zelden volledig ontwikkeld. Vrijwel nergens is de verstuiwing namelijk intensief genoeg om aanleiding te geven tot het ontstaan van de *Ammophila*-(*Ammocalamagrostis*-)begroeiing. De *Festuca rubra*-sociatie zelve is daarentegen geenszins zeldzaam en ettelijke fraaie voorbeelden van een zonatie van de éénsoortige sociatie tot de *Erodium-Phleum*-ass. kan men in voor- en middenduinen<sup>1)</sup> aantreffen. In de achterduinen treden de elementen van de *Viola-Corynephorus*-ass. veelvuldig in de zone met geringe zandsedimentatie op (vgl. lokale verbreiding van deze associatie, 5b).

De sociatie van *Festuca rubra* var. *arenaria* is waarschijnlijk in vele duingebieden langs de kusten van Noord- en Oostzee min of meer algemeen. De aandacht

<sup>1)</sup> Met voorduinen is bedoeld de duinstrook op ong. 150–800/1000 m uit de duinvoet. Zeewaarts hiervan bevindt zich de zeereep, landwaarts sluiten de middenduinen aan (800/1000-ca. 2250 m uit de duinvoet). De achterduinen vormen het verst van zee verwijderde gedeelte der jonge duinen (2250–2500/3200 m uit de duinvoet).

TAB. 1. Zonatie bij secondaire verstuiving/*Zonation in secondary yellow dunes* (*Elymus arenarius*-*Ammophila arenaria*-ass. - *Festuca rubra* var. *arenaria*-soc. - *Erodium glutinosum*-*Phleum arenarium*-ass.)

Nummer/Number of record	1	2	3	4	5
Expositie/Aspect	ZO	ZO	ZO	ZO	ZO
Helling in °/Slope in °	0-10	15	15	15	10
Breedte gordel in m/Width of belt in ms.	1.0	1.2	0.8	0.6	0.5
Zandaanvoer Rate of sand-accretion	krachtig very strong	vrij sterk rather strong	matig moderate	vrij gering rather small	gering small
Oppervlakte in m²/Area in sq.ms.	5	5	3	2	2
Soortental/Number of species	2	1	4	11	17
Bedekking in %/Cover in %	5	8	10	30	70
<i>Ammocalamagrostis baltica</i>	1				
<i>Festuca rubra</i>	1	2	2	1	1
<i>Koeleria albescens</i>			+	2	2
<i>Galium verum</i>			+	2	1
<i>Sedum acre</i>			r	1	2
<i>Cerastium semidecandrum</i>				+	2
<i>Viola tricolor</i>				+	+
<i>Phleum arenarium</i>				+	2
<i>Erodium glutinosum</i>				+	1
<i>Ononis repens</i>				+	1
<i>Tortula ruralis</i>				+	3
<i>Arenaria serpyllifolia</i>					+
<i>Lotus corniculatus</i>					+
<i>Carex arenaria</i>					+

Addenda: No. 4 *Corynephorus canescens* +. No. 5 *Agropyron junceum* r, *Orobancha vulgaris* r, *Poa pratensis* var. *humilis* r, *Satureja acinos* r.

Overige gegevens/Other data: Juni/June 1958. Vindplaats/Locality 8-94<sup>1</sup>.

zij slechts gevestigd op de vermelding door VAN DIEREN (1934), die voor het Waddendistrict de vorming van een paraboolduin beschrijft. Onderscheid wordt gemaakt tussen een „*Ammophiletum*”, dat in de „Sturzzone” en een „*Festucetum rubrae*”, dat in de „Streuzone” tot ontwikkeling komt. In verband met de kalkarmoede van het zand associëren zich hier met *Festuca rubra* enige soorten uit de *Viola-Corynephorus*-ass., t.w. *Carex arenaria*, *Corynephorus canescens*, *Viola tricolor* en *Hieracium umbellatum*.

#### 4. *ERODIUM GLUTINOSUM-PHLEUM ARENARIUM*-ASS. (ASS. NOV.)

SYN. *TORTULETO-PHLEETUM ARENARII* (MASSART 08) BR.-BL. ET DE L. 36 *TYPICUM* WESTHOFF 47

##### a. Inleiding

De naam *Tortuleto-Phleetum* werd door BRAUN-BLANQUET & DE LEEUW geïntroduceerd in de studie, die deze auteurs aan Ameland wijdde (1936). Zij achtten de associatie optimaal ontwikkeld in het duingebied tussen Duinkerken en Bergen (N.-H.). Een eerste beschrijving van de associatie, betrekking hebbend op het kalkrijke gebied, vindt men echter reeds bij MASSART (1908). De opnamen van HOCQUETTE (1927: association à *Tortula ruraliformis* et *Galium verum* var.

*maritimum*) vertegenwoordigen deels een successiestadium, dat ik niet meer tot de gemeenschap reken.

Op de belangrijke floristische verschillen, welke in het *Tortuleto-Phleetum* ten zuiden van Bergen en ten noorden van dit dorp optreden, werd door BRAUN-BLANQUET & DE LEEUW niet ingegaan. WESTHOFF daarentegen stelde een regionale presentie-tabel van het *Tortuleto-Phleetum* op en deelde aan de hand hiervan de associatie in een tweetal subassociaties in: het *T.-Ph. typicum* ten zuiden van Bergen, het *T.-Ph. jasionetosum* ten noorden van Bergen. Differentiërend voor het *typicum* zijn enige kensoorten van de associatie, benevens een niet onbelangrijk aantal andere taxa, grotendeels kenmerkend voor de *Brometalia*: *Erodium glutinosum*, *Silene conica*, *Tortella flavovirens*, *Ononis repens*, *Thymus pulegioides*, *Viola tricolor* f. *coniophila*, *Geranium molle* en *Camptothecium lutescens*. Ten N. van Bergen doen daarentegen enige *Corynephorretalia*-soorten hun intrede: *Jasione montana* var. *litoralis*, *Aira praecox* en – in het Duindistrict reeds minder constant en abundant in de gemeenschap aanwezig – *Corynephorus canescens*. Bovendien zijn *Hieracium umbellatum* en *Viola tricolor* f. *stenochila* differentieërend voor het *T.-Ph. jasionetosum*.

De vraag rijst, of deze onderscheiding niet op een hoger systematisch niveau aangebracht moet worden. Vóór de oude indeling in subassociaties pleiten: (a) Het feit, dat het *T.-Ph. jasionetosum* opgevat kan worden als een „verarming” van het *T.-Ph. typicum*. Dit argument was voor WESTHOFF doorslaggevend. (b) De omstandigheid, dat geen nieuwe associatiennaam behoeft te worden ingevoerd en geen gevaar voor verwarring van de begrippen bestaat. Daarentegen pleiten voor de onderscheiding van twee zelfstandige associaties: (a) De belangrijke floristische verschillen die tussen beide gemeenschappen bestaan. (b) De scherp gescheiden arealen van beide gemeenschappen. (c) De omstandigheid dat bij de onderscheiding van twee gemeenschappen de indeling binnen de associaties eenvoudiger wordt.<sup>1)</sup>

Ik ben geneigd aan de tweede groep van argumenten een grotere waarde toe te kennen dan aan de eerste groep en stel derhalve een splitsing in twee associaties voor.

Handhaving van de naam *Tortuleto-Phleetum* (ofwel *Tortula ruralis-Phleum arenarium*-ass.) voor de associatie van het Waddendistrict – waarop immers de typebeschrijving betrekking had – zou verwarrend werken. Het is daarom gewenst een tweetal nieuwe termen in te voeren: (1) *Jasione montana* var. *litoralis-Phleum arenarium*-ass. (syn. *Tortuleto-Phleetum arenarii jasionetosum* Westhoff 47) en (2) *Erodium glutinosum-Phleum arenarium*-ass. (syn. *Tortuleto-Phleetum arenarii typicum* Westhoff 47). Beide gemeenschappen kunnen met enige – deels nog te beschrijven – associaties der Ierse, Britse (?) en Westfranse kusten tot een associatiegroep (die van *Tortula ruralis* en *Phleum arenarium*) verenigd worden.

<sup>1)</sup> Zowel binnen het areaal van het *Tortuleto-Phleetum typicum* als binnen dat van het *T.-Ph. jasionetosum* werden nl. door verschillende auteurs subassociaties onderscheiden, samenhangend met het edafisch milieu en de syngeneze van de gemeenschappen (zie onder d). Men kan de indeling van WESTHOFF een geografische noemen: beide subassociaties sluiten elkaar geografisch uit (WESTHOFF zelf verwerpt echter de term „geografische varianten”). In dat geval heeft men twee indelingen van het *Tortuleto-Phleetum*, waarbij het onjuist zou zijn één van beide te laten prevaleren. Dit komt dus neer op de aanvaarding van een meerdimensionaal systeem. Hoewel hier uit principieel oogpunt wellicht geen bezwaren tegen zijn, is het – om onnodige complicatie te voorkomen – gewenst, deze wijze van indeling zo veel mogelijk te beperken.

Terloops zij opgemerkt dat hier in feite een overeenkomstige weg wordt bewandeld als voorgesteld door KNAPP (1942). Deze auteur vat het *Tortuleto-Phleetum* op als „Haupt-assoziation“, een door hem ingevoerde eenheid, die hiërarchisch gelijk te stellen is aan de associatiegroep. Op grond van het voorkomen van lokaal differentiërende soorten wordt binnen het areaal van het *Tortuleto-Phleetum*, dat zich van Oost-Pruisen tot Biskaje zou uitstrekken, een achttal associaties onderscheiden. De *Erodium-Phleum*-ass. omvat dan het *Tortuleto-Phleetum flandricum* en *batavicum* van KNAPP.

## b. Floristische samenstelling en successie

Van de *Erodium-Phleum*-ass. worden twee subassociaties beschreven.

Het *typicum* treedt op als pioniergemeenschap in het niet tot zwak stuivende kalkrijke duin. De initiaalstadia bestaan uit open begroeiingen, waarin reeds een vrij groot aantal (dwerg-)fanerogamen en enige mossen vertegenwoordigd zijn: *Festuca rubra*, *Koeleria albescens*, *Sedum acre*, *Phleum arenarium*, *Cerastium semidecandrum*, *Erodium glutinosum*, *Erophila verna*, *Tortula ruralis*, *Tortella flavovirens* en *Bryum* sp.. De meeste van deze soorten zijn min of meer kenmerkend voor de associatie.

In een latere fase sluit de vegetatie zich en ontstaat een facies van *Tortula ruralis*, minder algemeen van *Sedum acre* (tab. 2: typische variant). Hoewel enige nieuwe soorten hun intrede kunnen doen (*Galium verum*, *G. mollugo*, *Hypnum cupressiforme* var. *elatum*), vermeerderd het soortental nog nauwelijks.

TAB. 2. *Erodium glutinosum-Phleum arenarium*-ass.

Subassociatie/Subassociation Variant/Variante Nummer/Number of record	typicum											
	typische/typical				Plantago-		Eryngium-			Stellaria-		
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Jaar/Year	57	56	56	56	59	58	56	56	56	56	58	56
Maand/Month	4	6	5	6	6	6	6	7	8	6	6	7
Vindplaats/Locality {	3,3	1,6	17	9	3	3	1,7	2,6	3	22	15	16
	95 <sup>a</sup>	94 <sup>a</sup>	93 <sup>a</sup>	94 <sup>a</sup>	97 <sup>a</sup>	97 <sup>a</sup>	94 <sup>a</sup>	94 <sup>a</sup>	94 <sup>a</sup>	93 <sup>a</sup>	93 <sup>a</sup>	93 <sup>a</sup>
Expositie/Aspect	ZO	-	Z	Z	-	-	Z	Z	Z	Z	Z	-
Helling in °/Slope in °	10	-	8	10	-	-	20	15	20	3	5	-
Oppervlakte in m <sup>2</sup> /Area in sq.ms.	2	3	2	2	1	1	30	16	16	16	2	12
Soortental/Number of species	15	19	17	14	19	19	26	26	20	12	19	21
Bedekking in %/Cover in %	70	80	90	90	80	70	30	30	50	90	95	90
V a ·Phleum arenarium	2	1	2	1	+	2	1	+	+	r	2	+
V a ·Tortula ruralis	2	1	4	5			1	+	2	2	2	2
V a ·Saxifraga tridactylites	+								1)			1)
V a ·Ditrichum flexicaule												
O? a ·Myosotis hispida			+	+					1)			1)
a ·Erophila verna	+	1	+	1			+	+	1)			1)
a ·Veronica arvensis			+						1)		+	1)
a ·Arenaria serpyllifolia						+						
V ·Galium verum				+	+	+	r		+	1	3	2
V ·Koeleria albescens	2	+		r		+	1	+	1	r		r
V ·Erodium glutinosum (*E. sp.)	2	+	+	+			+	+			+	2
O ·Sedum acre	3	4			1	1	1		+	4	2	2
K ·Cerastium semidecandrum	2	1	1	2	3	3	1	+	+		+	
·Festuca rubra	1	2	1	+		+	2	1	+	3	r	2
·Carex arenaria			+	1	+			r	+	+	1	3
Cladonia rangiformis		+					+					
C. alpicornis												
C. pyxidata												
C. furcata												
Cornicularia tenuissima	+											

Naast de typische variant (a) kunnen nog enige andere varianten worden onderscheiden.

(b) Variant met *Plantago coronopus*. Een open en lage begroeiing, die zich onderscheidt door het voorkomen van enige zwak ruderaal soorten, meer in het bijzonder door de aanwezigheid van *Plantago coronopus*, *Cochlearia danica* en (zeldzamer) *Silene conica*. De variant treedt op langs weinig of niet betreden randen van voet- en rijwielpaden. Hier neemt de gemeenschap een smalle zone in tussen enerzijds het intensief betreden *Polygonion avicularis* (b.v. in de vorm van de tussen straatstenen gevestigde *Sagina procumbens*-*Bryum argenteum*-ass., zie 26), anderzijds het *Sisymbrium officinalis*, tot ontwikkeling gekomen onder en langs de afrastering.

(c) Variant met *Eryngium maritimum*. Aan het gedrag van *Eryngium maritimum* in regionaal verband werd sub 2c aandacht geschonken.

Binnen de Wassenaarse duinen wordt de blauwe zeedistel slechts aangetroffen in een vrij smalle gordel der voorduinen (130-340 m uit de duinvoet; BOERBOOM 1957 b), terwijl de soort zich oecologisch beperkt tot de *Erodium-Phleum*-ass.. De hoge presentie van *Ammophila arenaria* in deze variant zou grond kunnen geven aan het vermoeden dat *Eryngium* hier - evenals in gelijksoortige van elders bekende vegetaties - als relict uit een voorafgegangene *Elymus-Ammophila*-ass. beschouwd moet worden. Daar staat tegenover dat helm in deze nabij het strand gelegen strook zeer naarstig vanwege het hoogheemraadschap op onbegroeide duinen en in open vegetaties aangeplant wordt, zodat *Ammophila* in de *Eryngium*-variant een antro-

13	typische/typical					Helictotrichon-				Cladonia-				Rhacomitrium-				Evernia-			
	14	15	16	17		18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29				
56	56	56	55	56		59	56	56	56	56	56	56	56	59	59	56	58				
5	6	6	6	8		4	5	6	7	6	6	6	6	5	5	6	10				
6	12	23	2	3		1,4	9	2,3	2,3	12	23	26	18	14	14	26	14				
94 <sup>a</sup>	92 <sup>a</sup>	93 <sup>1</sup>	95 <sup>4</sup>	94 <sup>4</sup>		94 <sup>a</sup>	94 <sup>2</sup>	93 <sup>4</sup>	95 <sup>2</sup>	92 <sup>a</sup>	93 <sup>1</sup>	95 <sup>a</sup>	92 <sup>a</sup>	92 <sup>1</sup>	92 <sup>1</sup>	95 <sup>a</sup>	92 <sup>1</sup>				
Z	Z	ZO	-	Z		W	-	-	ZW	-	-	Z	-	W	ZW	O	ZW				
10	12	5	-	10		5	-	-	15	-	-	5	-	10	8	15	5				
5	8	8	2	3		2	4	8	3	6	6	6	4	0,5	1	8	3				
20	23	19	22	13		21	29	31	34	22	19	18	13	19	14	19	20				
90	90	100	100	100		95	100	100	100	100	90	90	100	95	50	80	85				
+	1	2	+	1		+	+	+	+	1	+	+	+	2	2	+	+				
+	2			2		+	+			+				1	1		1				
+		+	+	1 <sup>1)</sup>					r	+			+	1	+						
	+	2	+	1 <sup>1)</sup>						2											
1	+	+	1	1 <sup>1)</sup>			1			+	+	1	+	+	+	1	1 <sup>1)</sup>				
		+	+	1 <sup>1)</sup>		+		+			+										
			2			+		1													
1	+	2	1	+		+	2	2	1	2	+	1		1			1				
2	+	+	+	1		+	2	3	2	+	+	1		2	+		+				
2	2	2	2	2		2	3	1	2	2	r	2	+	2	2	2	2				
+	2	2	1	+		1	2	+	+	2	2	2	2	2	2	1	1				
+	+	1				+				1	+	+		2	2	2	2				
	3	+	1				+		+	2	+	+	1			+	+				
2	3	2	3	2		3	2	3	3	1	5	1	1		+	+	+				
4	2	2	2	r		+	r	1		+	2		+	1		+	+				
+	1	+		+		r		+			+	2		+		+	+				
+			2			1	1			+				+		1	+				
+	+	+	+	+		2		+			r	2	+	+	1	2	1				



TAB. 2. Vervolg/Continued

TAB. 2. Vervoig/Continued

Subassociatie/Subassociation Variant/Variant Number/Number of record	typische/typical				typicum					Stellaria-		
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Hypnum cupressiforme	+			+					+		3	1
Ceratodon purpureus										+		2
Peltigera sp.												
Plantago coronopus					+	+						
Cochlearia danica					2	1						
Silene conica		2			+	2	2	+				
Agropyron littorale					1	+		r				
Bromus mollis		r			+	1	r					+
Senecio vulgaris					+	+		r				
Eryngium maritimum							2	2	2			
Ammophila arenaria							1	1	1		r	
Leontodon nudicaulis		+					1	+	r			
Stellaria media										++	2†	1)
Bryum argenteum									r	1	r	+
Poa annua											+	1
Capsella bursa-pastoris											r	+
Helictotrichon pubescens												
Hieracium pilosella												
Taraxacum obliquum												
T. taeniatum												
T. rubicundum					+	-						
Lotus corniculatus		r					r					
K Ononis repens		r			1	+	1	r	1			
Luzula campestris												
K Thymus pulegioides												
Poa pratensis var. humilis			+		+	+						
Festuca ovina												
K Silene nutans										2		
Rubus caesius												
Rhacomitrium canescens												
Cladonia sylvatica												
Evernia prunastri												
Usnea articulata												
Corynephorus canescens				+						+	+	+
Senecio jacobaea	r				+		r					+
Viola tricolor		r						+			r	
Cynoglossum officinale			r						r			r
Calamagrostis epigejos	+	r		+	+	+						
Taraxacum sp.					+	+						+
Asparagus prostratus		r	r						r			
Galium mollugo			r				+		1			
Bryum capillare	+		+				+		+		1	
Tortella flavovirens	+		r						+			

Addenda: No. 2 Anthyllis vulneraria r. No. 4 Bromus tectorum r. No. 5 Vicia lathyroides Anthyllis vulneraria +, Taraxacum agaurum r. No. 8 Agropyron junceum +, Bromus pophae rhamnoides +. No. 11 Brachythecium albicans r. No. 16 Hieracium umbellatum r. rupestris r. No. 21 Satureja acinos +. No. 22 Cladonia impexa +, Dicteranum scoparium r.

<sup>1)</sup> Te laat in seizoen om eventueel teruggevonden te worden. (Not to be found because of

typische/typical					Cladonia- Rhacomitrium-										Evernia-			
13	14	15	16	17	Helictotrichon- 18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29		
+	1	1	4		2	4	2	5		+			+			1		
2	2	3							1	+	4		4		2	1		
+	+			2			r											
r					2			r										
r						+	2	1										
					+	+	+	+									r	
					+	+	+	+									+	
						r	1	+									+	
					+	r	1	+									+	
					+	+	2	1									1	
					+	+	1	1									1	
					+	r											r	
					+		1	1									1	
								r									r	
+							1		r									
+									r									
+																		
+																		
+																		
+																		
+																		
+																		
+																		
+																		
+																		
+																		
+																		
+																		
+																		
+																		
+																		
+																		
+																		
+																		
+																		
+																		
+																		
+																		
+																		
+																		
+																		
+																		
+																		
+																		
+																		
+																		
+																		
+																		
+																		
+																		
+																		
+																		
+																		
+																		
+																		
					</													

pogene oorsprong kan hebben. Het vitale en abundante voorkomen van *Eryngium* in de bewuste vegetatie, het feit dat de soort zich in de naaste omgeving der oude groeiplaatsen in de *Erodium-Phleum*-ass. vestigt, aan de andere kant het volledige ontbreken in het nabije *Ammodendrum* maken het moeilijk van relictstandplaatsen te spreken.

Ook in de *Eryngium*-variant kan men vrij geregeld enige min of meer ruderaal soorten aantreffen, waardoor de floristische verwantschap met de vorige variant groot is. Er zij in dit verband herinnerd aan de vermelding van *Eryngium maritimum* als vloedmerkplant door verschillende auteurs (WESTHOFF 1947, BEEFTINK 1951). In enige vrij scherp omgrensde duingedeelten, in grootte variërend van één tot enkele ha, vormt de variant het overheersende vegetatietype op zuidhellingen. Vooral in de nazomer, wanneer de zeedistel zich diep blauw kleurt, trekt de begroeiing reeds van verre de aandacht.

(d) Variant met *Stellaria media* subsp. *pallida*. Deze komt tot ontwikkeling onder invloed van betreding en aanvoer van organisch materiaal door meeuwen. Behalve *Stellaria media* subsp. *pallida* zijn *Poa annua*, *Capsella bursa-pastoris* en *Bryum argenteum* differentiërend. Zelfs kan men hier en daar uitgesproken tredplanten, zoals *Lolium perenne* en *Plantago major*, aantreffen. Doordat de vogels de vegetatie plaatselijk sterk kunnen verstoren, worden de soorten die kleine, opengevallen ruimten in korte tijd in bezit kunnen nemen, begunstigd. Van de oorspronkelijke duinbegroeiing ontwikkelen enige planten met sterke vegetatieve verbreiding zich daardoor bijzonder krachtig. Vooral in en in de naaste omgeving van de nesten treedt *Sedum acre* op de voorgrond. Hoewel de soort er niet tot bloei komt, bepaalt zij 's zomers – op de iets minder intensief betreden plaatsen samen met *Festuca rubra*, *Carex arenaria* of *Galium verum* – veelal het aspect.

TAB. 3. *Erodium glutinosum*-*Phleum arenarium*-ass. *Stellaria media* subsp. *pallida*-variant (herfst aspect/autumn aspect).

Nummer/Number of record	1 <sup>1)</sup>	2
Jaar-maand/ Year-month	58-10	57-10
Expositie-helling in °/Aspect-slope in °	Z-5	O-10
Soortental/Number of species	18	7
Bedekking in %/Cover in %	100	100
<i>Erodium glutinosum</i>	2 fl fr k!	5 fl fr !
<i>Stellaria media</i> subsp. <i>pallida</i>	4	4
<i>Carex arenaria</i>	2	1
<i>Sedum acre</i>	2	r
<i>Tortula ruralis</i>	1	+
<i>Bryum argenteum</i>	r	r
<i>Cerastium semidecandrum</i>	2 k	
<i>Galium verum</i>	2	
<i>Hypnum cupressiforme</i>	2	
<i>Veronica arvensis</i>	2 k	
<i>Corynephorus canescens</i>	1	
<i>Festuca rubra</i>	+	
<i>Phleum arenarium</i>	+ † k	
<i>Poa annua</i>	+ fl	
<i>Urtica urens</i>	r fr	

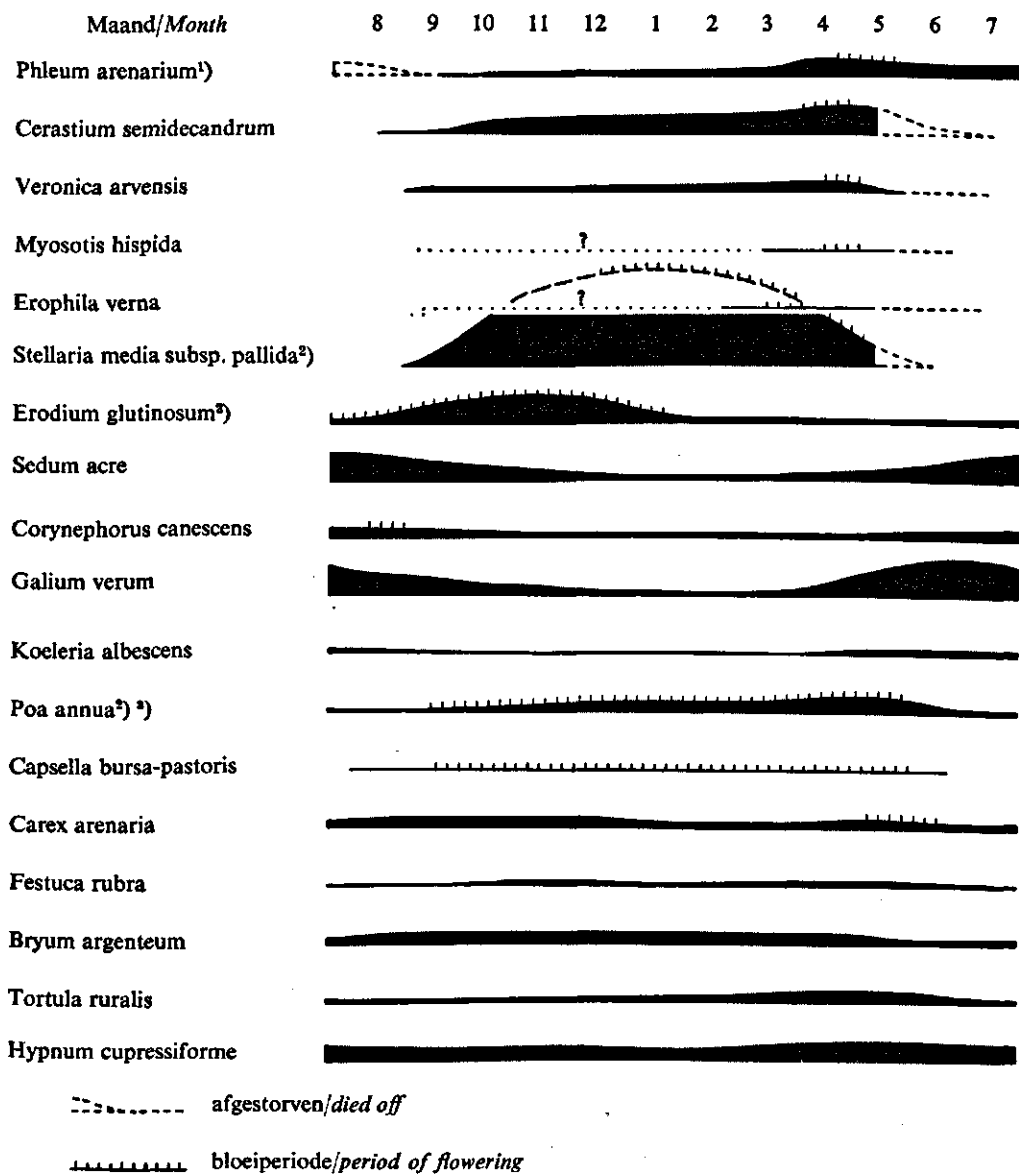
Addenda: No. 1 *Bryum capillare* +, *Ammophila arenaria* r, *Cynoglossum officinale* r. No. 2 *Cerastium holosteoides* r.

Overige gegevens/Other data: Vindplaats/Locality 15-93<sup>o</sup>. Oppervlakte/Area 2 m<sup>2</sup>.

<sup>1)</sup> Proefvlakte identiek aan die van tab. 2 no. 11./Sample plot identical to that of tab. 2 no. 11.

In de herfst evenwel, wanneer de meeuwen niet meer in de kolonie verblijven, krijgt de vegetatie een geheel ander aanzien. In dat jaargetijde kan *Erodium glutinosum*, tot dusver een weinig op de voorgrond tredende plant, een welhaast

FIG. 1. Seizoendynamiek van *Erodium-Phleum*-ass. *Stellaria*-variant. /Qualitative and quantitative composition of *Erodium-Phleum*-ass. *Stellaria*-variant according to the season.



<sup>1)</sup> †Exx. soms tot volgend voorjaar. /†Specimens sometimes till next spring.

<sup>2)</sup> Winterbloei uitsluitend in zachte winters. /Winter-flowering only in mild winters.

<sup>3)</sup> Ontbreekt in zeer droge zomers. /Absent in very dry summers.

explosieve ontwikkeling vertonen. Samen met de thans massaal kiemende *Stellaria* vormt *Erodium* dan over vele vierkante meters facies. In sommige jaren (1957!) vindt men de voor de *Erodium-Phleum*-ass. kenmerkende soorten in dit seizoen nauwelijks of in het geheel niet meer terug en zou men kunnen wanen met een andere gemeenschap te doen te hebben. Tab. 3 geeft een beeld van dit herfstaspect.

Om het gedrag der afzonderlijke soorten binnen de variant duidelijk te doen uitkomen, werd in fig. 1 de seizoensdynamiek van het gezelschap weergegeven (cf. BOERBOOM 1957c). De figuur is gebaseerd op een 1- à 2-maandelijks opname van enige proefperken in de „Meeuwenkolonie” over de jaren 1957-’60. Gestreefd is naar een zo goed mogelijke weergave van de onderlinge massaverhouding der soorten. Opmerkelijk is de grote rol der in zomerdracht overwinterende annuëllen („*therophyta epeteia*”, SISINGH 1952): *Stellaria media*, *Poa annua*, *Capsella bursa-pastoris*.<sup>1)</sup> Tevens ziet men dat de begroeiing geen eigenlijke rustperiode kent. De geringste uiterlijke activiteit legt zij aan de dag gedurende de zomermaanden, een eigenschap die zij met de overige vormen der *Erodium-Phleum*-ass. gemeen heeft. Kunnen daar echter in die periode *Galium verum*, *Sedum acre* en enige andere soorten aan de begroeiing kleur en fleur verlenen, in de *Stellaria*-variant blijft van ca. half juni tot eind augustus iedere bloei achterwege. Eerst na de uittocht der meeuwen zet de verlate bloei in van *Erodium glutinosum* en *Corynephorus canescens*. Sommige soorten schijnen vrijwel nooit het bloei stadium te bereiken.

Er zij op gewezen dat de figuur een gemiddelde weergeeft van de jaren waarover het onderzoek zich uitstreckte. De afwijkingen hiervan kunnen, afhankelijk van de weersomstandigheden, zeer belangrijk zijn. Duidelijk treedt dit aan de dag bij een onderlinge vergelijking over de jaren 1958 (koud, somber en deels droog voorjaar, natte zomer, zachte herfst) en 1959 (zacht voorjaar, daarna zeer droog, zonnig en relatief warm weer tot half oktober). Zo viel de bloei van *Phleum arenarium* na het late voorjaar van 1958 in de tweede helft van mei, na het vroege voorjaar van 1959 echter een volle maand eerder. De eerste kiemplanten van *Stellaria media* werden in 1958 reeds begin augustus aangetroffen, in 1959 verschenen ze eerst in de tweede helft van oktober, toen er eindelijk enige regen van betekenis was gevallen. Men zie voorts de voetnoten onder de figuur.

Men treft de variant met *Stellaria media* aan rondom meeuwenesten. In de grote meeuwenkolonie vormt zij het dominerende vegetatietype. Manifesteert de variant zich in de zomer als een overwegend dorre, geelbruine begroeiing, die ook al door visafval en schelpen, door veren en uitwerpselen der meeuwen een weinig fraai aanzien heeft, des winters valt zij temidden der omringende duinvegetaties op door een levendige, frissgroene kleur. Overeenkomstige begroeiingen met veel *Stellaria* vindt men wel op plaatsen die intensief door konijnen of hazen bezocht worden en waar deze dieren als regel de feces deponeren.

Er bestaat analogie van deze variant met de door WESTHOFF (1947, 1951d) voor meeuwenkolonies op Terschelling beschreven „variant met *Marasmius oreades*”. NORDHAGEN (1940) vermeldt het bijzonder algemene voorkomen van *Stellaria media* op vogeleilanden voor de Noorse kust.

Wanneer de *Erodium-Phleum*-ass. aanvankelijk aan een matige overstuiving onderworpen was en deze toestand tijdens de ontwikkeling van de gemeenschap blijft heersen, wordt het proces der bodemvorming opgehouden. Onder deze omstandigheden handhaaft de gemeenschap zich. Vooral de dominerende soort *Tortula ruralis* toont zich hierbij een uitstekende vastlegger van het stuivende zand. Tijdens een droge en winderige periode kan het mos vrijwel geheel overstoven geraken, waarna het onder gunstiger omstandigheden opnieuw boven het vers aangestoven zand uitgroeit. Aldus kunnen de moskussens tot verscheidene cm boven hun omgeving uitgroeien.

<sup>1)</sup> Enige zeldzamere soorten – *Urtica urens*, *Senecio vulgaris* – werden niet in fig. 1 opgenomen.

Was daarentegen de zandaanvoer in de pionierbegroeiing van te verwaarlozen betekenis of nam deze af terwijl de associatie zich op de onbegroeide bodem vestigde, dan voltrekken zich, gepaard gaande met zekere veranderingen in het edafisch milieu, reeds spoedig wijzigingen in de vegetatie, die leiden tot de *Cladonia*-subass.. Verscheidene nieuwe soorten vestigen zich en aangezien de soorten uit de pionierbegroeiing zich kwalitatief handhaven neemt het soortental van de vegetatie thans toe. *Tortula ruralis* echter verliest haar dominerende plaats en moet deze aan enige andere mossen en verschillende lichenen afstaan. Veelal ontwikkelt zich een facies van *Hypnum cupressiforme* var. *elatum*, maar ook kunnen tot dominantie geraken: *Ditrichum flexicaule*, *Ceratodon purpureus*, *Cladonia alcicornis*, *C. rangiformis* en *Rhacomitrium canescens* (cf. tab. 2: *Cladonia*-subass.). Behalve deze tot faciesvorming neigende soorten zijn o.m. *Cladonia furcata*, *C. pyxidata* en *Peltigera canina* differentiërend voor deze subassociatie; bovendien leggen de kensoorten *Saxifraga tridactylites* en *Veronica arvensis* er een voorkeur voor aan de dag.

In het algemeen stellen de *Hypnum*- en de *Ditrichum*-facies binnen de *Cladonia*-subass. een syngenetisch vroege fase voor. *Ditrichum flexicaule*, *Cladonia rangiformis* en *Cornicularia tenuissima* behoren tot de soorten die nog een zwakke overstuiving kunnen verdragen.

De groeiwijze van *Ditrichum* komt overeen met die van *Tortula ruralis*, maar het zandbergend vermogen is door de dichtere structuur geringer. De diverse „groeilagen” zijn in de dikke en dichte kussens, die dit mos vormt, meestal fraai terug te vinden.

Een viertal varianten laat zich binnen de *Cladonia*-subass. onderscheiden:

(a) Typische variant. Kensoorten talrijk. Facies van *Hypnum cupressiforme*, *Ditrichum flexicaule*, *Ceratodon purpureus*, *Cladonia alcicornis* of *C. rangiformis*. De variant ontwikkelt zich uit het *typicum*.

(b) Variant met *Helictotrichon pubescens*. Diff. zijn een aantal soorten, welke lokaal een optimale verbreiding hebben in de droge duingraslanden (vnl. *Taraxacum obliquum-Galium verum*-ass.), zoals *Helictotrichon pubescens*, *Festuca ovina*, *Taraxacum* sp. div. (zie tab. 2). Meestal is *Hypnum cupressiforme* var. *elatum* dominant (facies), *Cladonia rangiformis* codominant. Deze variant stelt een successiefase of overgang voor van variant (a) naar de *Taraxacum obliquum-Galium verum*-ass., minder algemeen naar de *Anthyllis vulneraria-Silene nutans*-ass..

In een ca. 150 m brede duingordel, aansluitend bij de zeereep (ligusterzone, BOERBOOM 1957b), zijn de varianten (a) en (b) meestal gekenmerkt door een voorjaarsaspect van *Cochlearia danica*.

(c) Variant met *Rhacomitrium canescens*. Diff.: *Rhacomitrium canescens* en (met geringe presentie) enige soorten kenmerkend voor de *Viola canina-Corynephorus canescens*-ass. (w.o. *Cladonia sylvatica*). De associatiekensoorten zijn minder talrijk, *Tortula* ontbreekt meestal. Facies van *Rhacomitrium canescens* (zeer alg.), *Ceratodon purpureus*, *Cladonia alcicornis* en *C. rangiformis*. De variant kan door successie uit de typische variant ontstaan, maar ontwikkelt zich ook als pioniergemeenschap op relatief kalkarm zand (achterduinen). In het laatste geval leidt de successie tot de *Viola canina-Corynephorus canescens*-ass..

(d) Variant met *Evernia prunastri*. Diff.: *Evernia prunastri*, *Usnea articulata* subsp. *intestiniformis*, *Parmelia physodes*; bovendien *Corynephorus canescens* (zwak) en *Cladonia sylvatica* (zie echter variant (c)). Nauw verwant met variant (c). In tegenstelling tot de vorige varianten vormt de *Evernia*-variant veelal

enigszins open vegetaties. *Cladonia rangiformis*, *Cornicularia tenuissima* en *Usnea articulata* (zeer lokaal) kunnen domineren. De variant vormt pionierbegroeiingen op vrij kalkarm zand (achterduinen). Hiermee samenhangend bezitten *Tortula ruralis* en *Corynephorus canescens* een hoge presentie. De successie leidt tot de *Viola canina-Corynephorus canescens*-ass..

Op het merkwaardige verschijnsel dat men verschillende elders epifytisch levende lichenen in kuststreken van het Atlantisch gebied tevens terrestrisch aantreft, werd reeds door verschillende auteurs gewezen (MASSART 1908, WATSON 1918, RICHARDS 1929, HUECK 1932, WESTHOFF 1947). Deze lichenen bepalen zich in dit geval als regel tot de *Viola canina-Corynephorus canescens*-ass. of hiermee vicariërende gemeenschappen. Ook in de bewuste vegetaties bij Wassenaar is de verwantschap met deze associatie evident. De meest opmerkelijke soort van deze begroeiingen is *Usnea articulata*. Dit lichen, eerst in 1957 door LENSINK en BARKMAN ontdekt, is hierin algemeen – plaatselijk zelfs dominant – op enige hoge, aan de wind zeer blootgestelde duintoppen nabij het Wassenaarse Slag (Staatsbosbeheer, excursierapport 27 februari 1957).

Bij de behandeling van deze varianten kwamen reeds de ontwikkelingsmogelijkheden van de *Erodium-Phleum*-ass. tot *Taraxacum-Galium*-ass., *Anthyllis-Silene*-ass. en *Viola-Corynephorus*-ass. ter sprake. Onder *c* zal hierop nader worden teruggekommen. Daarnaast kunnen zich in iedere fase verschillende heesters in de *Erodium-Phleum*-ass. vestigen (*Hippophaë rhamnoides*, *Salix repens*), waarbij de gemeenschap overgaat in (dwerg)struweel. Voor deze successie zij verwezen naar 14 en 15.

#### *c. Lokale verbreiding*

De *Erodium-Phleum*-ass. vormt in de Wassenaarse duinen één van de meest algemene gezelschappen. Zij ontbreekt in de buitenzone van de zeereep, maar komt overigens in vrijwel het gehele gebied voor. Het *typicum* en de varianten (*a*) en (*b*) der *Cladonia*-subass. overheersen in voor- en middenduinen.<sup>1)</sup> De arealen van de *Rhacomitrium*- en de *Evernia*-variant beperken zich daarentegen nagenoeg tot de achterduinen.<sup>1)</sup> De differentiatie in de verbreiding dezer coena hangt samen met het lokaal variërende kalkgehalte van de bodem.

Daarnaast speelt vooral in voor- en middenduinen de topografie een rol. Weliswaar ontwikkelt de associatie zich op noordhellingen evenzeer als op vlak terrein en zuidhellingen, maar voor het verloop van de successie en daarmee voor de verbreiding van subassociaties en varianten zijn expositie en helling van groot belang. Over het algemeen wordt bij toenemende insolatie de successie vertraagd en vindt deze haar voorlopig eindpunt in een vroeger ontwikkelingsstadium. Zo zal het *typicum* zich op een steile zuidhelling lang kunnen handhaven, ook al blijft een regelmatige overstuiving achterwege. Op vlak terrein – waar bovendien de kans op verwonding van het plantendek en regressie van de begroeiing geringer is – schrijdt de ontwikkeling sneller en verder voort en treft men overwegend de typische en de *Helictotrichon*-variant der *Cladonia*-subass. aan. Bij noord-expositie voltrekt de successie, die hier tot de *Anthyllis-Silene*-ass. leidt, zich nog sneller en vollediger en is de *Erodium-Phleum*-ass. minder algemeen.

De verbreiding van de varianten der typische subass. werd reeds in samenhang met het milieu van deze gemeenschappen bij de bijzondere bespreking behandeld.

#### *d. Regionale verbreiding en differentiatie*

Het areaal van de *Erodium-Phleum*-ass. strekt zich uit op het Europese conti-

<sup>1)</sup> Zie voetnoot p. 19.

nent van de „kalkgrens” bij Bergen zuidwaarts zeker tot Boulogne. Waarschijnlijk dienen ook de door DE LEEUW (1931-'37) en TURMEL (1949) als *Tortuleto-Phleetum* beschreven vegetaties van Normandië, welke zich onderscheiden door het voorkomen van *Vulpia myuros*, *V. uniglumis* en *Mibora minima*, tot de *Erodium-Phleum*-ass. gerekend te worden.

Afgezien van de riviermondingen en zeegaten in het Hollands-Zeeuwse estuariëengebied beslaat de gemeenschap van Boulogne tot Bergen een aaneengesloten kuststrook. Op de slechts betrekkelijk geringe verschillen die binnen dit gebied in de associatie optreden wezen o.m. DEN HARTOG & SCHROEVERS (1951). De indeling van het *Tortuleto-Phleetum*, welke LEBRUN e.a. (1949) voor de Belgische duinen opgeven, loopt dan ook vrijwel parallel aan de hier gebezigde indeling.

Onderscheid wordt gemaakt tussen: (a) *Tortuleto-Phleetum typicum* Br.-Bl. et De L. in het jonge, niet ontkalkte duin. Identiek met *E.-Ph.-ass. typicum*. (b) – *cladonietosum* Heinemann, diff.: *Cladonia* sp. div., *Cornicularia tenuissima*. Komt overeen met *E.-Ph.-ass. Cladonia*-subass. onder uitsluiting van de *Helictotrichon*-variant. (c) – *ononidetosum* Heinemann, diff.: *Ononis repens*, *Thymus pulegioides*, *Cerastium arvense*, *Achillea millefolium*, etc.; opgevat als overgang naar de gesloten grasmat van de *Anthyllis vulneraria-Thesium humifusum*-ass.. Vergelijkbaar met *E.-Ph.-ass. variant met Helictotrichon pubescens*.

Lokale verschillen binnen de associatie berusten op het voorkomen van (a) *Centaureum vulgare* (La Panne: ROBIJNS 1954), (b) *Thalictrum minus* subsp. *dunense* en *Calystegia soldanella* (Zeeuws-Vlaanderen: DE LEEUW 1931-'37), (c) *Eryngium campestre* en *Anthyllis vulneraria* (Goeree en Voorne: DE LEEUW 1934, WEEVERS 1940, eigen opnamen), (d) *Artemisia lloydii* en *Silene conica* (Katwijk-Noordwijk: eigen opnamen). Merkwaardig is het ontbreken van *Koeleria albescentis* in het estuariëengebied (Zeeuws-Vlaanderen tot Voorne). Bovendien moet gewezen worden op het voorkomen van enige acidofielen (o.a. *Jasione montana* var. *litoralis* en *Aira praecox*) op Walcheren, waardoor grote verwantschap bestaat met de *Jasione montana-Phleum arenarium*-ass. (DE LEEUW 1931-'37).

Van verschillende andere Westeuropese duingebieden zijn vicariërende associaties bekend. Intensief onderzocht is de *Jasione-Phleum*-ass., de gemeenschap welke in het Waddendistrict en langs de Noordwestduitse kust de plaats van de *Erodium-Phleum*-ass. inneemt. Voor het Duitse gebied maakt TÜXEN (1937) onderscheid tussen een *typicum* en een subass. van *Brachythecium albicans*. WESTHOFF (1947) sprak in dit verband slechts van facies. Deze onderscheidingen berusten op overeenkomstige verschillen als de indeling van de *Erodium-Phleum*-ass. in *typicum* en *Cladonia*-subass..

Langs de Deense kust worden de bewuste vegetaties zeldzamer. In floristische samenstelling wijken zij niet onbeduidend af. Onder meer schijnt *Koeleria albescentis* geheel te ontbreken. *Phleum arenarium* is weinig algemeen. Enige continentale soorten treden daarentegen op: *Koeleria glauca*, *Anemone pulsatilla*, *Artemisia campestris* (IVERSEN 1936, BOERBOOM en DOING KRAFT in: BARKMAN e.a. 1956). Het moet betwijfeld worden of men hier nog met dezelfde associatie te doen heeft.

Aanmerkelijk geringer nog is de verwantschap met analoge duinbegroeiingen der Oostzeekusten (PREUSS 1912, LIBBERT 1940, ANDERSSON 1950). KNAPP (1942) onderscheidt hier twee gebiedsassociaties (*Tortuleto-Phleetum occidentobalticum* resp. *orientobalticum*).

Hoewel *Koeleria albescentis* slechts op enkele plaatsen langs de kusten der



Britse eilanden aangetroffen wordt, laten diverse vegetatiebeschrijvingen geen twijfel bestaan omtrent het voorkomen van *Koelerion*-gezelschappen in de Engelse duingebieden van Norfolk (OLIVER 1911, SALISBURY in: OLIVER & SALISBURY 1913), Devonshire (WATSON 1918) en Lancashire (TANSLEY 1911, WATSON 1918). Plaatselijk herinneren deze begroeiingen sterk aan de *Erodium-Phleum*-ass. (Devonshire), elders meer aan de *Jasione-Phleum*-ass. (Blakeney Point, Norfolk).

Voor Ierland werd door BRAUN-BLANQUET & TÜXEN (1952) een *Viola curtisii-Syntrichia ruralis*-ass. beschreven, die zeer nauw verwant is aan de *Erodium-Phleum*-ass.. Zij ontstaat via een *Lotus corniculatus*-fase uit de *Euphorbia-Amophila*-ass.; in verband hiermee is het initiale stadium relatief rijk aan hemi-cryptofyten.

Van de Franse westkust werden door KÜHNHOLTZ-LORDAT (1927a en b, 1931) verschillende verwante associaties beschreven, waarvan de onderlinge betrekkingen uit de literatuur geenszins duidelijk worden (men zie bovendien ALLORGE 1941, ABBAYES 1947, DUCHAUFOUR 1948, VANDENBERGHE 1958). De *Helichrysum stoechas*-ass. van Finistère, de *Rosa spinosissima-Ephedra distachya*-ass. van het schiereiland Quiberon (zuidkust Bretagne) en de *Helichrysum stoechas-Corynephorus canescens*-ass. van Quiberon Z.O.- en Z.-waarts tot de Baskische provincies hebben de ook voor de *Erodium-Phleum*-ass. zo kenmerkende rijkdom aan dwergfanerogamen en hoge cryptogamenbedekking gemeen. Het aandeel der mediterraan-atlantische soorten is groot. Chamaefyten en hemicryptofyten schijnen reeds in de initiaalstadia der gemeenschappen een voornamere rol te spelen dan zulks bij de *Erodium-Phleum*-ass. het geval is.

#### 5. *VIOLA CANINA* VAR. *DUNENSIS*-*CORYNEPHORUS CANESCENS*-ASS.

SYN. *VIOLETO-CORYNOPHORETUM DUNENSE* WESTHOFF (43 n.n.) 47

##### a. Floristische samenstelling en successie

In de *Rhacomitrium*- en de *Evernia*-variant der *Erodium-Phleum*-ass. treft men reeds enige soorten aan, die hun maximale ontplooiing in de *Viola-Corynephorus*-ass. bereiken. Binnen de eerste gemeenschap bleken deze soorten differentiërend voor de beide varianten. Tijdens de successie tot *Viola-Corynephorus*-ass. treden belangrijke verschuivingen in kwalitatieve en kwantitatieve samenstelling der vegetatie op. De meeste wintertherofyten verdwijnen, evenals de basifiele mossen *Tortula ruralis*, *Ditrichum flexicaule* en *Tortella flavovirens*. De cryptogamen die in deze fase der *Erodium-Phleum*-ass. veelal facies vormden – *Rhacomitrium canescens*, *Cladonia rangiformis*, *C. alcicornis* – kunnen aanvankelijk in de nieuwe gemeenschap een voorname rol blijven spelen (tab. 4 no. 1, 2, 3). In de latere stadia treedt van deze soorten nog slechts *Cladonia alcicornis* als dominant op (no. 4). Als regel wordt hun plaats hier ingenomen door een drietal andere soorten: *Polytrichum juniperinum*, *Cladonia sylvatica* en *C. glauca*. De beide laatste lichenen vormen met *Cladonia impexa*, *C. mitis*, *Diploschistes scruposus* en *Jasione montana* var. *litoralis* de kentaxa van de *Viola-Corynephorus*-ass.. *Cornicularia tenuissima* en *Corynephorus canescens*, gewoonlijk onder de kensoorten gerangschikt (o.m. WESTHOFF 1947), kunnen moeilijk als zodanig beschouwd worden.

*Cornicularia* vertoont weliswaar een geringe voorkeur voor de gemeenschap, doch is daarnaast eveneens constant en weinig minder abundant in de *Cladonia*-subass. der *Erodium-Phleum*-ass..

TAB. 4. *Viola canina* var. *dunensis*-*Corynephorus canescens*-ass.

Fase/Phase Nummer/Number of record	initiaal/initial			terminaal/terminal				
	1	2	3	4	5	6	7	8
Jaar/Year	57	56	56	56	57	56	56	56
Maand/Month	4	6	6	8	4	6	7	7
Vindplaats/Locality	28	25	26	30	30	31	27	25
	93 <sup>a</sup>	95 <sup>a</sup>	95 <sup>a</sup>	93 <sup>a</sup>	93 <sup>a</sup>	93 <sup>a</sup>	95 <sup>a</sup>	96 <sup>a</sup>
Expositie/Aspect	-	-	-	NW	W	W	-	-
Helling in °/Slope in °	-	-	-	15	15	5	-	-
Oppervlakte in m <sup>2</sup> /Area in sq.ms.	1	10	25	5	2	16	4	4
Soortental/Number of species	21	17	24	24	23	21	18	12
Bedekking in %/Cover in %	90	90	100	100	100	90	100	90
A a · <i>Jasione montana</i>					+		+	
a · <i>Cladonia sylvatica</i>	+	+	2	2	2	+	5	+
a · <i>C. glauca</i>				+	1	1		4
a · <i>C. impexa</i>				+		2	+	
a · <i>C. mitis</i>								+
a · <i>Diploschistes scruposus</i>				+		+		
V? · <i>Corynephorus canescens</i>	2	2	+	1		2	1	+
V? · <i>Cornicularia tenuissima</i>	2	2	1	1	2	2	+	2
△ · <i>Koeleria albescens</i>	r	2	+	2	1	2	2	2
△ · <i>Galium verum</i>	2	2	+	1	1	1	1	+
△ · <i>Erodium glutinosum</i> (*E.sp.)	+	1	1	+	1*	+		+
· <i>Carex arenaria</i>		+	2	+	1	2	1	1
· <i>Festuca rubra</i>	2		+	+	1	+		+
· <i>Hypnum cupressiforme</i>	1	1	+	2	1	r	+	
· <i>Polytrichum juniperinum</i>	+		+	2	4	3	2	
· <i>Cladonia alpicornis</i>	3	4	2	3	2	2		2
· <i>C. pyxidata</i>			1	1	1	+	+	
<i>Cerastium semidecandrum</i>	1	1	1	+	+	+		
<i>Sedum acre</i>	2	2	+	1	+	r		
<i>Ceratodon purpureus</i>	1	+	+	+		r	+	
<i>Rhacomitrium canescens</i>	4	+	+	+	r	+		
<i>Cladonia rangiformis</i>	+	2	3		1			
△ <i>Phleum arenarium</i>		+	+	+	+		r	
<i>Senecio jacobaea</i>	r		r	+	+			
<i>Ammophila arenaria</i>		r		+			+	
<i>Hypochaeris radicata</i>	1				+		r	
<i>Leontodon nudicaulis</i>				1		r	r	
<i>Taraxacum</i> sp.	r			+	r			
<i>Viola tricolor</i>			r		+			

△ Diff. *Koeleria albescens*-subass.

Addenda: No. 1 *Erophila verna* r, *Saxifraga tridactylites* r, *Peltigera* sp. r. No. 2 *Rumex acetosella* l. No. 3 *Calamagrostis epigejos* 2, *Teesdalia nudicaulis* +, *Cynoglossum officinale* r, *Cladonia furcata* +. No. 5 *Agrostis* sp. +. No. 7 *Poa pratensis* var. *humilis* r, *Dicranum scoparium* +, *Polytrichum piliferum* +. No. 8 *Cladonia coniocraea* +.

Bij *Corynephorus* heeft men met een gecompliceerder geval te doen. Deze soort vindt haar optimum in initiale begroeiingen op min of meer kalkarm zand (lokaal *Erodium-Phleum*-ass. *Evernia*-variant). Wanneer de vegetatie zich sluit en een ontwikkeling tot de *Viola-Corynephorus*-ass. inzet, boet de soort niet in presentie en nauwelijks in abundantie in.<sup>1)</sup> Bovendien vindt men *Corynephorus* vrij geregeld in pionierbegroeiingen op kalkrijk zand (*Erodium-Phleum*-ass. *typicum*).

<sup>1)</sup> De vitaliteit van *Corynephorus canescens* vertoont hierbij echter in sommige gevallen een duidelijke teruggang!

De voorkeur voor pioniervegetaties is een algemene eigenschap van *Corynephorus canescens*. Door verschillende auteurs werd dan ook een duidelijk onderscheid gemaakt tussen deze open *Corynephorus*-begroeiingen en de terminale stadia: lichenen- (ev. mossen-) facies arm aan fanerogamen (TÜXEN 1928, STEFFEN 1931, VAN DIJEN 1934, LIBBERT 1940). In 1937 voegt TÜXEN zijn „*Corynephoretum*” (s.s.) en „*Cladonio-Cornicularietum*” echter tot één associatie samen. WESTHOFF (1947) verwerpt zelfs een onderscheiding op het niveau van subassociatie op grond van het feit dat de meeste lichenen ook reeds in de initiaalstadia aangetroffen worden, terwijl aan de andere kant fanerogamen in de terminale stadia nooit geheel ontbreken. Gaat men in hoofdzaak op de presentie der soorten af dan is de onderscheiding in subassociaties inderdaad niet wel mogelijk. Betreft men daarnaast de abundantie en dominantie zowel als de vitaliteit der soorten in de beschouwingen dan moet men m.i. wel tot een andere conclusie komen. Het is zelfs geenszins ondenkbaar dat het noodzakelijk zal blijken het onderscheid tussen de naar overheersende levensvormen zo uiteenlopende vegetatietypen op het niveau van klasse tot uitdrukking te brengen. Iets dergelijks moet ook TÜXEN in zijn latere publikaties voor de geest gestaan hebben, waar hij een beperking van de *Corynephoretea* tot de pioniergezelschappen schijnt voor te staan (1955 a en b).<sup>1)</sup>

Voor de verdere bestudering van dit vraagstuk bieden de Wassenaarse duinen als primair kalkrijk gebied weinig mogelijkheden. De pionierbegroeiingen herbergen er steeds min of meer talrijke elementen der *Erodium-Phleum*-ass., ook die in de meest kalkarme zone met veel *Corynephorus canescens* (zie sub 4b: *Rhacomitrium*- en *Evernia*-variant). De eindstadia zijn er als regel niet alleen relatief rijk aan fanerogamen, maar zelfs maken enige *Koelerion*-soorten er een integrerend deel van uit.

De sterke vertegenwoordiging van het *Koelerion albescentis* in de *Viola canina-Corynephorus canescens*-ass. trekt de aandacht. Zij hangt samen met het feit dat de bodem op vrij geringe diepte nog kalkhoudend is. Opmerkelijk is vooral het zeer algemene voorkomen van de relatief diep wortelende *Koeleria albescentis*. Maar ook *Erodium glutinosum* laat vrijwel nooit verstek gaan en zelfs wordt *Phleum arenarium* (hoewel weinig abundant) nog vrij geregeld aangetroffen.

Op lokale gronden valt de indeling van de hier beschreven begroeiingen bij het *Koelerion albescentis* te verdedigen (onderverbond *Erodio-Koelerion*, p. 38). Regionaal gezien stuit dit op bezwaren zo lang geen algehele herziening van het *Corynephoretum canescens* heeft plaats gehad. Daarom is er in dit stadium de voorkeur aan gegeven de bewuste Wassenaarse vegetaties onder de *Viola canina-Corynephorus canescens*-ass. te rangschikken, waarbinnen zij dan een afzonderlijke subassociatie (van *Koeleria albescentis*) vormen. Deze subassociatie treft men ook elders langs de Nederlandse kust aan. Zij beperkt zich tot de relatief kalkrijke standplaatsen. In het Waddendistrict kunnen er slechts sommige initiaalstadia der associatie toe worden gerekend. Volgens WESTHOFF (1947) zijn hier differentiërend: *Anthyllis vulneraria*, *Erophila verna*, *Phleum arenarium*, *Tortula ruralis*, *Cerastium tetrandrum* en *Koeleria albescentis*. Voor het Z. deel van het overgangsgebied bij Bergen noemen WESTHOFF & HOFFMANN (1951) als diff. soorten van hun „*Violeto-Corynephoretum rosetosum*”: *Rosa pimpinellifolia*, *Erodium glutinosum* en *Viola rupestris* var. *arenaria*. Ook *Koeleria albescentis* treft men hier aan. Het duinroosje is echter slechts een lokale verschijning, zodat beter van een *Rosa pimpinellifolia*-variant der *Koeleria*-subass. kan worden gesproken.

De *Viola-Corynephorus*-ass. is uitermate gevoelig voor invloeden van buitenaf. Betreding en slagregens kunnen hier gemakkelijk een verwonding van de vegetatie bewerkstelligen, die onder daartoe gunstige omstandigheden tot een hernieuwde verstuiwing van het terrein kan leiden. In sommige gevallen is er waarschijnlijk slechts zeer weinig voor nodig om de wind vat op het vrijwel los op de bodem liggende lichenendek te doen krijgen (JESWIET 1913). Afhankelijk van de intensiteit der verstuiwing ontstaat hierbij een *Ammophiletum*, een *Festuca rubra*-sociatie (variant met *Corynephorus canescens*) of een *Erodium-Phleum*-

<sup>1)</sup> Bij de vegetatiekartering van Baltrum maakt TÜXEN (1956) echter opnieuw binnen een „*Corynephoretum maritimum*” onderscheid tussen een „*tortuletosum*”, een „*typicum*” en een „*cladonietosum*”.

ass. (variant met *Rhacomitrium* of *Evernia*). De laatste gemeenschappen weer- spiegelen in hun floristische samenstelling de *Viola-Corynephorus*-ass.. Sterker nog is dit het geval, indien een helling aan lichte afspoeling onderhevig geraakt („sheet-erosion”) en zich hier een *Erodium-Phleum*-ass. ontwikkelt.

Wanneer storingen van mechanische aard achterwege blijven is de gemeenschap daarentegen vrij stationair. Een ontwikkeling tot grasland (*Festuca ovina-Galium verum*-ass., *Agrostis canina-Polytrichum juniperinum*-gemeenschap) schijnt nauwelijks voor te komen. Ook vestiging van *Hippophaë rhamnoides* behoort tot de zeldzaamheden. Vaker treft men „eilanden” aan van *Salix repens*, al dan niet vergezeld van *Rubus caesius*, welke soorten zich vegetatief over de *Viola-Corynephorus*-ass. uitbreiden. Meestal geschiedt dit in kleine duinkommen en op noordhellingen. Waar de associatie grenst aan bos van *Populus canescens* of *P. nigra* vindt men veelvuldig enige ijle opslag van abeel of populier in de gemeenschap. Deze spruiten groeien langzaam en zij werpen slechts een lichte schaduw op de bodem. De *Viola-Corynephorus*-ass. handhaaft zich onder deze omstandigheden dan ook geruime tijd. Bij een toenemende sluiting van de „boomlaag” verdwijnen allengs de lichenen uit de lage begroeiing en neemt het aandeel van verschillende *Gramineae* toe (*Calamagrostis epigejos*, *Poa pratensis*). Uiteindelijk ontstaat een soortenarm bos, dat opgevat kan worden als vorm van de *Convallaria majalis-Quercus robur*-ass. (zie 19).

#### b. Lokale verbreiding

De *Viola-Corynephorus*-ass. beslaat uitgestrekte delen van de meest landin- waarts gelegen duinstrook. Slechts hier en daar afgebroken door meer open be- groeiingen (*Erodium-Phleum*-ass.) bedekt het voor deze gemeenschap zo ken- merkende grauwe lichenendek in het Oude Rijs, bij de Wassenaaarse Watertoren en tussen Bierlap en Wassenaaarse Slag als een dicht tapijt vele hellingen, toppen en dalen (BOERBOOM 1957b: zone van de grauwe abeel).

In het middenduin ontwikkelt de gemeenschap zich slechts sporadisch, over- wegend op zwak neigende zuid- en westhellingen. In het voorduin ontbreekt ze.

#### c. Regionale verbreiding en differentiatie

Het areaal van deze associatie kan getypeerd worden als Noordatlantisch (WESTHOFF e.a. 1946, WESTHOFF 1947).

Zeer algemeen en optimaal ontwikkeld is de gemeenschap in de kalkarme duinen van het Waddendistrict (lit. cit., DE VRIES 1949, DEN HARTOG 1951, WESTHOFF 1951a en c; ook BIJHOUWER 1926 als „*Psammietum caricosum*” en „*Ps. teesdaleosum*”). Onder meer zijn *Viola canina* var. *dunensis* (kentaxon) en *Hieracium umbellatum* var. *armeriifolium* – taxa die in de bewuste Wassenaaarse vegetaties nagenoeg resp. geheel ontbreken – constant in de *Viola-Corynepho- rus*-ass. der eilanden Texel, Vlieland en Terschelling. De successie leidt in het Waddendistrict tot een *Calluna-Genista*-ass. (syn. *Calluneto-Genistetum* Tx. 37).

Een beschrijving van de *Viola-Corynephorus*-ass. der Duitse Waddeneilanden vindt men reeds bij BUCHENAU (1889). Van minder betekenis is de beschrijving van CHRISTIANSEN (1927). TÜXEN vermeldt eerst in zijn latere publikaties (1955a en b) het „*Violeto-Corynephoretum maritimum*” op de oudere, maar door de wind op- nieuw aangetaste duinen der Oostfriese eilanden. De gemeenschap is hier als een pionierbegroeiing opgevat, die bij een stopzetting der verstuiving na verloop van enkele jaren overgaat in een „Flechten- oder Rasengesellschaft” (zie onder a).

WARMING (1909), RAUNKIAER (1913) en IVERSEN (1936) tonen het voorkomen

van de *Viola-Corynephorus*-ass. langs de Deense W.-kust aan. BÖCHER (1941) beschreef verschillende tot deze gemeenschap te rekenen sociaties van *Corynephorus canescens* en lichenen voor Läsö (Skagerrak). Door de geringe rol der litorale soorten onderscheiden deze vegetaties zich minder duidelijk van de in het binnenland voorkomende *Corynephorus canescens*-ass. (*Corynephorum canescens* Tx. (28) 37) dan dit in de tot dusver behandelde kustgebieden het geval bleek. De opnamen van ANDERSSON (1950) geven geen aanwijzingen omtrent het voorkomen van een speciale duingemeenschap in Skåne (Z.-Zweden). Hoewel het oceanisch element in de *Corynephorus*-begroeiingen van de duinen op Seeland nog min of meer sterk vertegenwoordigd is (BÖCHER 1945), treden hier verspreid enkele meer continentale soorten op (*Artemisia campestris*, *Anemone pulsatilla*). Hierdoor wordt aansluiting verkregen met de overeenkomstige vegetaties der Duitse Oostzeekust, die opnieuw duidelijk van de binnenlandse gemeenschap afwijken (LIBBERT 1940: *Helichrysum arenarium-Jasione litoralis*-ass.). In Oost-Pruisen vindt men bovendien *Linaria odora*, *Arabis arenosa*, *Astragalus arenarius* en *Tragopogon floccosus* in de gemeenschap (STEFFEN 1931).

In het Nederlandse Duindistrict blijft de *Viola-Corynephorus*-ass. beperkt tot het jonge duinlandschap. De associatie is hier weinig algemeen. Volgens WESTHOFF (1947 msc.) treft men haar slechts „hier en daar aan op oude, oppervlakkig uitgeloopte droge S-exposities”. De *Rosa pimpinellifolia*-variant bedekt nabij Bergen bij verschillende exposities uitgestrekte duinhellingen (WESTHOFF & HOFFMANN 1951). Waarschijnlijk behoort ook de door DEN HARTOG (1951) voor Texel beschreven vegetatie met aspect van *Rosa pimpinellifolia* tot deze variant.<sup>1)</sup>

In de bijzonder kalkrijke Bloemendaalse duinen (DOING KRAFT 1958) en tussen Noordwijk en Katwijk (eigen waarn.) ontbreekt de *Viola-Corynephorus*-ass.. Bij Wassenaar daarentegen bleek de gemeenschap in het achterduin algemeen. Voorts komt zij blijkens opnamen van DE LEEUW (1931-'37) op Walcheren en bij Cadzand voor. Van het tussengelegen gebied zijn mij geen vondsten bekend.

Voor de Belgische kust werd tot dusver geen melding gemaakt van deze associatie. Wel treft men ook hier dichte lichenenbegroeiingen aan met ettelijke elders epifytisch levende soorten (MASSART 1908). DEN HARTOG & SCHROEVERS (1951) troffen deze associatie aan nabij Boulogne.

Aanwijzingen omtrent het voorkomen van een verwante gemeenschap in kalkarme Engelse duinen (Blakeney Point, Norfolk) vindt men o.m. bij RICHARDS (1929) en TANSLEY (1949); zie ook WESTHOFF (1947 msc.). De *Corynephorus canescens*-*Helichrysum stoechas*-ass., die langs de Zuidwestfranse kust de vastgelegde (echter niet met zeeden beplante) duinen bedekt, wijkt floristisch sterk af en dient waarschijnlijk bij het *Koelerion* ondergebracht te worden (vgl. 4 d).

## 6. TARAXACUM OBLIQUUM-GALIUM VERUM VAR. LITORALE-ASS.

SYN. TARAXACO-GALIETUM MARITIMI BOERBOOM 57

Elders werd uitvoerig ingegaan op de floristische samenstelling, de synoecologie en het areaal van enige droge duingraslanden, waaronder de *Taraxacum-Galium*-ass., *Anthyllis-Silene*-ass. en *Festuca-Galium*-ass. (BOERBOOM 1957d). Thans moge ik mij met betrekking tot deze gemeenschappen beperken tot enkele aanvullende opmerkingen en enige punten van overwegend lokale betekenis.

Omtrent het ontstaan van de *Taraxacum-Galium*-ass. uit de *Erodium-Phleum*-

<sup>1)</sup> Door de auteur echter tot het *Tortuleto-Phleetum* gerekend.

ass. (via de variant met *Helictotrichon pubescens*) en aangaande de verdere successie tot *Polypodium-Salix*-ass. en *Ligustrum vulgare*-sociatie raadplege men voorts de respectieve aan deze gemeenschappen gewijde paragrafen dezer studie.

De *Taraxacum-Galium*-ass. werd vóór 1955 in de Wassenaarse duinen optimaal ontwikkeld aangetroffen in de valleien, gelegen in een zone op ongeveer 300–800 m uit de duinvoet (BOERBOOM 1957b: gentiaanzone). Inmiddels werden sindsdien juist in deze zone een groot aantal duinpannen met rivierwater bevoeid, terwijl in de aangrenzende valleien het grondwater tot omtrent het bodemoppervlak steeg (zie o.m. GURCK 1948, BOERBOOM 1958a en b, 1960). Als gevolg hiervan is het lokale areaal van deze associatie belangrijk ingekrompen, waarbij vele van de meest karakteristieke begroeiingen te loor gingen. Aangezien het terrein zich thans in een overgangsstadium bevindt, waarin de grondwaterstijging zich niet alleen in deze zone nog steeds voortzet, maar zich ook meer landinwaarts in toenemende mate doet gevoelen, is het moeilijk te voorspellen welke verdere vermindering het areaal in de toekomst zal ondergaan. De gemeenschap bevindt zich evenwel – zij het over slechts geringe oppervlakten – op een niet onaanzienlijk aantal plaatsen ver boven de huidige grondwaterspiegel, zodat voor een algeheel verdwijnen ten gevolge van de bevoeiing niet gevreesd behoeft te worden.

Omdat de infiltratie met rivierwater ook elders in de Nederlandse duinstreek toepassing is gaan vinden, is ook daar een achteruitgang in het areaal van de gemeenschap te verwachten.

#### 7. ANTHYLLIS VULNERARIA VAR. MARITIMA-SILENE NUTANS-ASS. SYN. ANTHYLLIDETO-SILENETUM NUTANTIS (DE L. 38) BOERBOOM 57

Van deze gemeenschap treft men in het gebied de subass. met *Polypodium vulgare* aan. Een beschrijving werd elders gegeven (BOERBOOM 1957d).

De veelvuldig voorkomende variant met *Salix repens* neemt binnen de gemeenschap een latere ontwikkelingsfase in. Enkele kensoorten leggen een voorkeur voor deze variant aan de dag (*Carlina vulgaris*, *Gentiana cruciata*). Hier tegenover treden de laagblijvende en tevens licht behoevende soorten, zoals *Festuca ovina*, *Luzula campestris*, *Viola rupestris* en *Anthyllis vulneraria*, op de achtergrond.

Bij een verdergaande struikontwikkeling ontstaan sociaties van *Salix repens* (zie *Polypodium vulgare-Salix repens*-ass., 15) en van *Ligustrum vulgare* (16). In de kruipwilgbegroeiingen vindt men vaak nog talrijke relictten der *Anthyllis-Silene*-ass. (tab. 12 no. 4). In de meer gesloten ligustersociatie heeft over het algemeen een snellere verdringing plaats van de soorten der voorafgegane associatie.

Het areaal van de *Anthyllis-Silene*-ass. binnen het Wassenaarse duingebied beperkt zich in hoofdzaak tot de noordhellingen der voorduinen (BOERBOOM 1957b: zone van *Gentiana cruciata*). Het meest algemeen is de variant met *Salix repens*. De algemene neiging van dwergstruwelen en struwelen zich ten koste van de begroeiingen van het open duin uit te breiden (vgl. I, inleiding), valt ook hier te bespeuren. Aangezien de associatie een zeer bijzonder milieu vergt, dat op slechts beperkte schaal verwezenlijkt kan worden en omdat op de potentiële groeiplaatsen van deze gemeenschap de pionierbegroeiingen waaruit zij zou kunnen ontstaan een naar uitgestrektheid zeer ondergeschikte rol spelen, is het gevaar verre van denkbeeldig dat het areaal der *Anthyllis-Silene*-ass. in de toe-

komst een belangrijke inkrimping zal ondergaan. Om verschillende redenen zou een dergelijke ontwikkeling te betreuren zijn.

Omtrent de plaats der associatie binnen het systeem der plantengemeenschappen zij het volgende opgemerkt. Tot dusver werd de gemeenschap gerangschikt onder het *Bromion erecti* (BRAUN-BLANQUET & MOOR 1938, WESTHOFF e.a. 1946). Evenwel werd op grond van het voorkomen van een aantal ken- en differentiërende taxa van het *Koelerion albescentis* door mij de mogelijkheid geopend de gemeenschap bij dit laatste verbond onder te brengen (1957d). Nu bovendien in de recente publikaties een neiging valt te bespeuren om vele soorten, die vroeger als kenmerkend voor *Bromion* en *Brometalia* te boek stonden, aan te merken als klassekensoorten (*Festuco-Brometea*), blijkt het niet langer geoorloofd de ass. van *Anthyllis* en *Silene* onder het *Bromion* te handhaven. In overeenstemming hiermee is de gemeenschap bij het *Koelerion* getrokken.

Het *Koelerion albescentis* valt uiteen in een tweetal scherp te onderscheiden onderverbonden:

- a. *Erodio-Koelerion albescentis* (suball. nov.). Diff.: *Erodium glutinosum*, *Phleum arenarium*, *Cerastium semidecandrum*, *Saxifraga tridactylites*, *Cochlearia danica*, *Tortula ruralis* etc.. Overheersende levensvormen: *Therophyta*, *Bryochamaephyta*, *Chamaephyta lichenosa*. Voorbeeld: *Erodium glutinosum*-*Phleum arenarium*-ass.; zie ook *Viola canina*-*Corynephorus canescens*-ass. *Koeleria*-subass. p. 34.
- b. *Luzulo-Koelerion albescentis* (suball. nov.). Diff.: *Luzula campestris* subsp. *campestris*, *Lotus corniculatus* subvar. *ciliatus*, *Plantago lanceolata* var. *sphaerostachya*, *Taraxacum obliquum*, *T. sect. Erythrosperma*, *Festuca ovina* var. *frisica*, *Poa pratensis* var. *humilis*, *Helictotrichon pubescens* etc.. Overheersende levensvormen: *Hemicryptophyta*. Voorbeelden: *Taraxacum obliquum*-*Galium verum*-ass., *Festuca ovina*-*Galium verum*-ass., *Anthyllis vulneraria*-*Silene nutans*-ass..

## 8. DIDYMODON RECURVIOSTRIS-TORTELLA FLAVOVIRENS-ASS. (ASS. NOV.)

### a. Inleiding

De inclinatie der duinhellingen overschrijdt bij primaire duinvorming over het algemeen de 25 graden niet. Door het hogere humusgehalte en de dichtere structuur van de bodem, vaak ook door de aanwezigheid van oude vegetatiehorizonten, biedt het duinzand aan latere verstuiwingen een aanmerkelijk grotere weerstand. De nog levende wortels (kruipwilg!) dragen het hunne hiertoe bij. Onder deze omstandigheden kunnen belangrijk steilere hellingen ontstaan. Ongeveer loodrechte wanden, zij het van beperkte omvang, vormen geen uitzondering. Evenwel kalven dergelijke steile wanden bij een stopzetting van de winderosie als regel spoedig af, zodat een herkolonisering door het plantendek eerst plaats vindt wanneer een veel flauwere inclinatie bereikt is. Slechts op beschutte plaatsen met vochtig microklimaat kunnen kleine loodrechte wanden geruime tijd in stand blijven en kan zich hierop een pionierbegroeiing vestigen.

Een dergelijk milieu ontstaat wanneer op een overigens door een grasmat of door dwergstruweel bedekte noordhelling de vegetatie zeer plaatselijk vernietigd wordt, bijv. door aftrappen of -veelvuldiger - door graverij van konijnen. Vooral in het laatste geval draagt zowel de omringende vegetatie als de micromorfologie van het terrein bij tot een zeer gelijkmatig microklimaat.<sup>1)</sup>

De pionierbegroeiing van deze steile wandjes wordt bepaald door een aantal

<sup>1)</sup> Op een vrij warme en vrij zonnige dag (23 aug. 1957) bleek de relatieve luchtvochtigheid in een *Didymodon-Tortella*-associatie de hoogste minimumwaarde van een 9-tal onderzochte vegetatietypen te hebben (60%). In een sociatie van *Salix repens* op dezelfde noordhelling bedroeg deze waarde 56%, in het aangrenzende *Anthyllis-Silene*-associatie 49%, in een *Erodium-Phleum*-associatie op de tegenoverliggende zuidhelling echter slechts 29%.

cryptogamen, vnl. *musci*. Hierin stemt de gemeenschap onder meer overeen met de *Erodium-Phleum*-ass.. Gezien het zo geheel andere milieu behoeft het echter geen verwondering te wekken, dat de verwantschap met dit gezelschap overigens gering is (zie onder *b*). De mosflora wijkt sterk af en nog meer opvallend is het volledige ontbreken van de voor de *Erodium-Phleum*-ass. zo kenmerkende the-rofyten. Fanerogamen bereiken in de gemeenschap slechts een geringe bedek-king; de soortensamenstelling sluit aan bij die der *Anthyllis-Silene*-ass..

De bedoelde cryptogamenvegetaties staan in een afhankelijkheidsbetrekking tot de omringende fanerogamengemeenschap(pen). Ruimtelijk zijn zij er veelal niet scherp van te onderscheiden. Men neemt b.v. veelvuldig een gedeeltelijke of algehele overkoepeling door fanerogamen der aangrenzende vegetatie waar. Heeft men – zoals in het betrokken geval – te doen met een duidelijk afwijkende begroeiing, welke haar oorzaak vindt in een eveneens duidelijk afwijkend milieu, dan heeft het zin van een afzonderlijke (micro-)associatie te spreken. Door ver-schillende auteurs werd reeds melding gemaakt van dergelijke aan zeer speciale microstandplaatsen gebonden „Kleingesellschaften”. CLEMENTS (1936) voerde in dit verband de term „associule” in. BARKMAN (in: DIEMONT, VAN DE VEN & BARKMAN 1953) somt belangrijke argumenten op, die pleiten voor de onder-scheiding van een aantal cryptogamenassociaties binnen enige Zuid-, Oost- en Westeuropese droge kalkgraslanden.

#### *b. Floristische samenstelling*

Niet alleen in kwantitatieve zin, ook kwalitatief is de *Didymodon-Tortella*-ass. rijk aan cryptogamen. In 12 opnamen werden 27 soorten gevonden (21 mossen, 5 lichenen, 1 blauwwier; zie tab. 5). Bij uitbreiding van het opname-materiaal zal dit aantal ongetwijfeld nog enigszins groeien. Het aantal crypto-gamen per opname varieert van 4–12 (gem. 8). Het minimumareaal bedraagt ca. 8 dm<sup>2</sup>.

Kensoorten zijn enige mossen die over het algemeen op een kalkrijk substraat groeien: *Didymodon recurvirostris*, *Encalypta streptocarpa*, *Tortella flavovirens*, *Tortula subulata* en wellicht *Rhynchostegium megapolitanum*.

*Didymodon recurvirostris* is lokaal trouw. Buiten de duinen treedt dit mos op in de ass. van *Didymodon recurvirostris* en *Homalia trichomanoides* (*Didymodonteto-Homaliatum* Barkman 59), een overigens geenszins verwante epifytengemeenschap op wilgestronken in dagelijks overstroomde getijdengrienden. Ook *Encalypta streptocarpa* is lokaal trouw. Behalve in het Duindistrict komt deze soort slechts in het Krijtdistrict voor (*Koelerio-Gentianetum boreo-atlanticum* Knapp 42 msc.). *Tortella flavovirens* wordt met geringe presentie en bedekking in de *Erodium-Phleum*-ass. aangetroffen. WESTHOFF (1947) rekende dit mos ten onrechte tot de kensoorten van deze associatie. *Tortula subulata* bevindt zich in hetzelfde gebied op oude vlieren (*Cryphaea arborea*-ass., syn. *Cryphaetum arboreae* Barkman 59; zie tab. 6). Bij een beperking tot de terrestrische vegetaties is dit mos waarschijnlijk lokaal trouw. *Rhynchoste-gium megapolitanum* werd door BARKMAN in de associatie gevonden (schrift. med.) en het is mogelijk dat ook dit mos een kensoort is.

Meestal is de gemeenschap ontwikkeld als facies van één of twee mossen (*Encalypta*, *Didymodon*, *Tortella*), in een enkel geval als facies van *Cladonia pyxidata* (zie tab. 5).

Een vergelijking van de cryptogamenflora van de *Didymodon-Tortella*-ass. met die van enige gemeenschappen welke in dit verband reeds ter sprake kwamen geeft tab. 6. Opmerkelijk is de grote overeenkomst, die in dit opzicht met de aan cryptogamen bijzonder rijke *Gentiana-Koeleria*-ass. bestaat. De onderlinge ver-wantschap komt vooral tot uitdrukking door het feit dat zeven van de door



TAB. 5. *Didymodon recurvirostris*-*Tortella flavovirens*-ass.

Nummer/Number of record	1	2	3	4	5	6
Jaar/Year	56	56	56	56	56	56
Maand/Month	8	7	8	10	7	7
Vindplaats/Locality	2	6	2	6	8	27
Expositie/Aspect	94 <sup>a</sup>	94 <sup>a</sup>	94 <sup>a</sup>	94 <sup>a</sup>	85	93 <sup>a</sup>
Helling in °/Slope in °	N	N	N	N	N	N
Oppervlakte in dm <sup>2</sup> /Area in sq.dms.	60	40-90	50-90	10-30	80	90
Soortental/Number of species	8	8	8	15	6	3
Bedekking in %/Cover in %	23	24	16	15	16	13
	90	95	100	90	100	100
a · <i>Tortella flavovirens</i>	1	+	2	3	2	+
a · <i>Encalypta streptocarpa</i>	2	4	4	3		
a · <i>Tortula subulata</i>	1		1		1	1
a · <i>Didymodon recurvirostris</i>		+			5	
· <i>Cladonia pyxidata</i>	2	+	1	+	+	4
<i>Hypnum cupressiforme</i>		2	2	1		2
<i>Cladonia rangiformis</i>	2		2		2	+
<i>Bryum capillare</i>		r			+	1
<i>Ditrichum flexicaule</i>	+	1	1			
<i>Eurhynchium striatum</i>	1	+			r	
<i>Camptothecium lutescens</i>		+		+		
<i>Fissidens adianthoides</i>	+		+			
<i>Festuca rubra</i>	2	1	1		1	+
<i>Koeleria albescens</i>	1	+	1	2		+
<i>Hieracium pilosella</i>		r		1		2
<i>Taraxacum</i> sp.	+	r	+		+	
<i>Polypodium vulgare</i>	1		2		+	
<i>Thymus pulegioides</i>	+	2		+		
<i>Anthyllis vulneraria</i>	2				r	
<i>Arabis hirsuta</i>	+	1 k				
<i>Calamagrostis epigejos</i>			+	2		
<i>Galium mollugo</i>	1			1		
<i>Helictotrichon pubescens</i>	1	+				
<i>Hieracium umbellatum</i>	+		+			
<i>Lotus corniculatus</i>				+	+	
<i>Picris hieracioides</i>	1	r				
<i>Poa pratensis</i>					2	+
<i>Pyrola rotundifolia</i>		+				+
<i>Satureja acinos</i>			+	+		

Addenda: No. 1 *Mnium affine* 2, *Lophocolea heterophylla* 2, *L. bidentata* 1, *Dicranum scoparium* +, *Euphrasia* sp. 1. No. 2 *Campylium* sp. 2, *Peltigera canina* +, *Ammophila arenaria* +, *Galium verum* +, *Rubus caesius* +, *Carlina vulgaris* r. No. 3 *Polygonatum odoratum* +. No. 4 *Tortula ruralis* var. *arenicola* +, *T. ruralis* var. *ruralis* +, *Nostoc* sp. +. No. 5 *Pseudoscleropodium purum* r, *Pimpinella saxifraga* r. No. 6 *Luzula campestris* +.

BARKMAN als lokale kentaxa beschouwde cryptogamen ook in de *Didymodon-Tortella*-ass. optreden (*Tortella flavovirens*, *Hypnum cupressiforme* var. *elatum*, *Encalypta streptocarpa*, *Camptothecium lutescens*, *Ditrichum flexicaule*, *Fissidens adianthoides*, *Peltigera canina*). Het aantal gemeenschappelijke soorten is aanmerkelijk geringer in de *Erodium-Phleum*-ass. resp. de *Cryphaea arborea*-ass..

Er werd reeds gewezen op de nauwe aansluiting van de fanerogamenflora der *Didymodon-Tortella*-ass. bij die van de *Anthyllis-Silene*-ass.. Deels kan dit verklaard worden uit vicinisme; daarnaast speelt de successie, die tot de *Anthyllis-Silene*-ass. leidt, een rol. Omgekeerd worden voor de *Didymodon-Tortella*-ass. kenmerkende soorten nu en dan in de laatste gemeenschap gevonden.

TAB. 6. Presentiepercentages van de voornaamste cryptogamen in de *Didymodon recurvirostris*-*Tortella flavovirens*-ass. en enige andere gemeenschappen<sup>1)</sup>/Percentages of presence of the principal cryptogams in the *Didymodon recurvirostris*-*Tortella flavovirens*-ass. and several other communities<sup>1)</sup>

Gemeenschap/Community	<i>Didymodon</i> - <i>Tortella</i> -ass.	<i>Gentiana</i> - <i>Koeleria</i> -ass.	<i>Erodium</i> - <i>Phleum</i> -ass. <i>Cladonia</i> - subass.	<i>Erodium</i> - <i>Phleum</i> -ass. typicum	<i>Cryphaea</i> <i>arborea</i> -ass.
Aantal verwerkte opnamen Number of records evaluated	12	22	20	19	12
<i>Cladonia pyxidata</i>	100	32	40		
<i>Tortella flavovirens</i>	92	18	5	21	
<i>Hypnum cupressiforme</i> (*var. <i>elatum</i> )	83*	32*	95*	16*	100
<i>Encalypta streptocarpa</i>	58	41			
<i>Tortula subulata</i>	58				67
<i>Cladonia rangiformis</i>	58	5	100	26	
<i>Bryum capillare</i>	42	9	15	21	75
<i>Ditrichum flexicaule</i>	42	45	45	5	
<i>Camptothecium lutescens</i>	33	77			
<i>Didymodon recurvirostris</i>	25	5			8
<i>Eurhynchium striatum</i>	25	5			
<i>Lophocolea bidentata</i>	25	9			
<i>Pseudoscleropodium purum</i>	25	50			
<i>Fissidens adianthoides</i>	17	68			
<i>Tortula ruralis</i> var. <i>arenicola</i>	17		45	95	8
<i>Lophocolea heterophylla</i>	17				8
<i>Campylium</i> (* <i>chrysophyllum</i> )	8	64*			
<i>Peltigera canina</i>	8	23	30		
<i>Tortula ruralis</i> var. <i>ruralis</i>	8	23			58

### c. Lokale en regionale verbreiding

Waar het reliëf daartoe aanleiding geeft (zie onder a), treedt de gemeenschap op in de voorduinen. Landinwaarts wordt zij zeldzamer om in het achterduin vrijwel te ontbreken. De lokale verbreiding van de gemeenschap loopt daardoor in hoofdzaak parallel aan die van de *Anthyllis-Silene*-ass..

Ook regionaal schijnt dit het geval te zijn. De *Didymodon-Tortella*-ass. is mij nl. bekend van het Duindistrict tussen Bergen en Scheveningen. Het is echter niet uitgesloten dat de associatie nog zuidelijker aangetroffen wordt. Langs de Belgische kust schijnt zij te ontbreken. MASSART (1908) noemt van de meest kenmerkende soorten slechts *Tortella flavovirens* en *Fissidens adianthoides* en dan nog als zeldzame mossen der vochtige valleien.

WATSON (1918) wijdde een studie aan de cryptogamen der Westengelse duingebieden. Afgezien van de meer algemene duinmossen vindt men bij hem slechts *Tortella flavovirens* en *Didymodon recurvirostris* vermeld; *Tortella* als een min of meer frequente of abundante soort in verschillende gemeenschappen (w.o. de *Elymus-Agropyron*-ass.!), *Didymodon* als een algemene soort in de duinen van Southport (Lancashire).

<sup>1)</sup> Ontleend aan DIEMONT, VAN DE VEN & BARKMAN 1953 (kolom 2), BARKMAN 1958b (kolom 5) en eigen opnamen./From Diemont, Van de Ven & Barkman 1953 (column 2), Barkman 1958b (column 5), and records by the author.

## 9. AGROSTIS CANINA VAR. ARIDA-POLYTRICHUM JUNIPERINUM-GEMEENSCHAP

Deze gemeenschap vormt bijzonder schrale graslanden, gekenmerkt door absolute dominantie van *Agrostis canina* var. *arida*. Overige fanerogamen, gering in aantal, bedekken slechts weinig; *Festuca ovina*, *Carex arenaria* en *Calamagrostis epigejos* behoren tot de meest algemene. Meer karakteristiek zijn enige acidofiele therofyten: *Teesdalia nudicaulis* en *Aira praecox*. Deze twee soorten zijn weliswaar zeldzaam, maar worden buiten de gemeenschap slechts dermate sporadisch aangetroffen (b.v. in de *Festuca-Galium*-ass.), dat ik beide, samen met *Agrostis canina* var. *arida*, tot de lokale kentaxa van de gemeenschap reken.<sup>1)</sup>

Deze ijle grasmat biedt gelegenheid tot een rijke cryptogamenontwikkeling. *Polytrichum juniperinum* vormt veelal facies. Daarnaast treedt het geslacht *Cladonia* sterk op de voorgrond. Het is met 13 soorten en 1 variëteit (zie tab. 7) sterker vertegenwoordigd dan in welke andere gemeenschap ook. Eventuele kensoorten moeten dan ook binnen dit lichenegeslacht gezocht worden. Als zodanig komen in aanmerking: *Cladonia cornutoradiata*, *C. pityrea*, *C. bacillaris*, *C. tenuis* en *C. gracilis*.

Door de aanwezigheid van relatief talrijke acidofielen in kruid- en moslaag, vooral ook door de voorname plaats welke *Polytrichum juniperinum* en *Cladonia* innemen, stemt de gemeenschap overeen met de *Viola-Corynephorus*-ass.. Toch is de onderlinge verwantschap geringer dan men zou verwachten, hetgeen o.m. blijkt uit het feit, dat de kensoorten van deze associatie (met uitzondering van *Cladonia glauca*) volstrekt in de *Agrostis-Polytrichum*-gemeenschap ontbreken. Ook *Koelerion*-soorten – mede kenmerkende elementen van de lokale vorm der *Viola-Corynephorus*-ass. – laten vrijwel verstek gaan.

De gemeenschap ontwikkelt zich in droge, kalkarme valleien, waar de bodem door roofofbouw uitgeput werd en het terrein na beëindiging der cultuur aan zijn lot werd overgelaten. Het fraaiste voorbeeld vindt men in Meijendel. Nadat ter plaatse vele decennia een gemengd landbouwbedrijf uitgeoefend werd plagde men in 1944 een deel van de toenmaals aanwezige graslanden af. De aldus van haar zode ondane bodem werd diep bewerkt en zonder mestgift in cultuur gebracht. De aardappel oogst mislukte. Op de verlaten akkers kwam de gemeenschap van *Agrostis* en *Polytrichum* in weinige jaren tot ontwikkeling (in 1952 trof ik haar aan).

Pionierstadia van de gemeenschap zijn gekenmerkt door een geringe lichenenbedekking en het veelvuldiger optreden van *Rumex acetosella* en enige therofyten (*Cerastium semidecandrum*, *Erophila verna*, *Aira praecox*). Nadat in de loop der jaren het humusgehalte van de bovenste bodemhorizont enigermate gestegen is en het vegetatiekleed zich gesloten heeft, kan men een verdringing waarnemen van *Agrostis canina* en de lichtbehoevende cryptogamen en nemen de onder deze omstandigheden concurrentiekrachtiger grassen (*Festuca ovina*, *Calamagrostis epigejos*, *Agrostis tenuis*) bezit van de bodem. Er ontwikkelt zich een graziger vegetatie (*Festuca ovina-Galium verum*-ass., 10). Vaak vormt de gemeenschap een mozaïekstructuur met deze associatie, zoals plaatselijk in de vallei Meijendel. Buiten deze vallei wordt de gemeenschap slechts sporadisch en dan fragmentair aangetroffen, b.v. nabij de Ruigenhoek.

Buiten de Wassenaarse duinen vindt men de gemeenschap op verscheidene

<sup>1)</sup> *Agrostis canina* var. *arida* trof ik bovendien hier en daar aan in de *Viola-Corynephorus*-ass. en in jonge aanplantingen van houtige gewassen in de vallei Meijendel.

plaatsen langs de binnenzijde van het jonge duinlandschap (voormalig Langeveld bij De Zilk; Monster).

Een definitieve beslissing omtrent de plaats van de hier beschreven gemeenschap in het systeem der plantengezelschappen dient te wachten tot de onderlinge betrekkingen tussen *Corynephorotalia* en *Festuco-Sedetalia* verhelderd zijn (vgl. TUXEN & PREISING 1951 p. 24). Voorlopig neig ik meer tot een indeling bij de laatste orde (verbond *Thero-Airion*). Het moet in twijfel getrokken worden of aan de gemeenschap de rangorde van associatie verleend mag worden.

10. *FESTUCA OVINA* VAR. *FRISIA-GALIIUM* VERUM VAR. *LITORALE-ASS.*  
SYN. *FESTUCETO-GALIIETUM* MARITIMI BR.-BL. ET DE L. 36

De *Festuca-Galium-ass.* doet zich voor als een veelal niet geheel gesloten grasmatt, waarin *Festuca ovina* als dominante soort hier en daar wordt afgewisseld door *Calamagrostis epigejos* of *Agrostis tenuis*. Naast deze grassen behoren *Galium verum*, *Luzula campestris*, *Carex arenaria*, *Rumex acetosella*, *Cerastium arvense* en *Senecio jacobaea* tot de constanten. Van de overigens verwante *Taraxacum-Galium-ass.* onderscheidt dit gezelschap zich door het optreden van enige acidofielen: *Agrostis tenuis*, *Rumex acetosella* en de minder algemene soorten *Trifolium arvense* en *Sieglingia decumbens*. Anderzijds is het *Koelerion albescentis* duidelijk zwakker in de *Festuca-Galium-ass.* vertegenwoordigd.

Blijkens de floristische samenstelling (tab. 7) heeft men in ons gebied te doen met de subass. van *Agrostis tenuis*. Tegen de aanvankelijke verwachting in is voor de subass. met *Koeleria albescentis*, gebonden aan een zwak kalkhoudende bodem, in de Wassenaarse duinen geen plaats. Het optreden van de differentiërende soorten van de laatste subassociatie – *Koeleria albescentis* en *Euphrasia parviflora* var. *glabrescens*<sup>1)</sup> – gaat nl. steeds gepaard met dat van *Helictotrichon pubescens*, *Thymus pulegioides* en andere taxa, die de begroeiing onder de *Taraxacum-Galium-ass.* doen rangschikken.

De *Festuca-Galium-ass.* vormt vrij soortenarme begroeiingen. Aan het enigszins vaal grijsgroene vegetatiekleed verleent eerst in de tweede helft van juni de bloei van de pleksgewijs optredende *Hieracium pilosella* een grotere levendigheid. Daarna tooit het geel van *Galium verum* de gemeenschap nog gedurende enige weken, om tegen begin augustus geleidelijk verloren te gaan tussen het bronsgroen en bruinig-geel der verbloeiende grashalmen. Slechts hier en daar prikt een enkele stengel van *Senecio jacobaea* omhoog.

Afwijkend is omstreeks deze tijd het aspect in sommige valleien in het zuidwestelijke duingedeelte. In tegenstelling tot het overige terrein vindt men *Senecio jacobaea* hier in haar typische variëteit met straalbloemen.<sup>2)</sup> De soort is er vaak massaal ontwikkeld en de talloze bloeistengels sieren de grasmatt met een helder geel. Veel schade berokkent in sommige zomers de rups van de St.-Jacobsvlinder aan het kruiskruid, wanneer al het blad tot op de hoofdnerf afgevreten wordt en de bloei minder rijk is of eerst later, na een regeneratie van de planten, intreedt.

<sup>1)</sup> De derde als zodanig door WESTHOFF (1947) genoemde soort – *Rosa pimpinellifolia* – wordt in het bewuste gebied slechts sporadisch aangetroffen.

<sup>2)</sup> De grens tussen de arealen van beide variëteiten is bijzonder scherp. Zij loopt ongeveer W.-O. ter hoogte van de N.-zijde van het Koningsbos. Ten N. van deze grens vindt men in de duinvegetatie uitsluitend *S. j.* var. *flosculosus*. De variëteit met straalbloemen gedraagt zich hier als adventief, die slechts af en toe langs wegen en paden optreedt. Ten Z. van het Koningsbos daarentegen is var. *flosculosus* zeldzaam. Sterk overheerst daar var. *jacobaea*, zowel langs de wegen als in de duinen.

TAB. 7. *Agrostis canina* var. *arida*-*Polytrichum juniperinum*-gemeenschap/-community & *Festuca ovina* var. *frisia*-*Galium verum* var. *litorale*-ass.

Gemeenschap/Community Nummer/Number of record	Agrostis-Polytrichum-				Festuca-Galium-			
	1	2	3	4	5	6	7	8
Jaar/Year	56	56	55	55	58	58	58	58
Maand/Month	5	5	7	7	7	7	8	8
Vindplaats/Locality {	21	18	19	19	7	7	22	22
	95 <sup>s</sup>	95 <sup>s</sup>	95 <sup>s</sup>	95 <sup>s</sup>	98 <sup>1</sup>	98 <sup>1</sup>	93 <sup>7</sup>	93 <sup>7</sup>
Oppervlakte in m <sup>2</sup> /Area in sq.ms.	20	20	4	4	8	6	3	4
Soortental/Number of species	31	24	15	14	20	17	20	14
Bedekking in %/Cover in %	95	95	95	95	100	100	100	100
<hr/>								
a · <i>Agrostis canina</i> var. <i>arida</i>	3	4	4	3				
a · <i>Teesdalia nudicaulis</i>	+	r						
a · <i>Aira praecox</i>			+					
a? · <i>Cladonia cornutoradiata</i>	+		+	1				
a? · <i>C. pityrea</i>	+	+						
· <i>C. furcata</i>	2	2	+	+	1	2		
· <i>C. pyxidata</i>	+	+	1	+	+			
· <i>C. alpicornis</i>	3	+		+				
<hr/>								
· <i>Polytrichum juniperinum</i>	2	4	3	4		3	3	2
· <i>Carex arenaria</i>	+	1	+	+	1	+	1	1
· <i>Rumex acetosella</i>	+	+	1		+	2	1	+
<hr/>								
V · <i>Festuca ovina</i>	+	1	+	+	3	3	2	4
V · <i>Galium verum</i>		+			2	2	1	2
O · <i>Cerastium arvense</i>					1	1	+	
· <i>Calamagrostis epigejos</i>	1	+		+	2	2	+	2
· <i>Luzula campestris</i>		+	+		2	2	1	1
· <i>Agrostis tenuis</i>						2	2	1
· <i>Senecio jacobaea</i> (*var. <i>jacobaea</i> )	r				2*	1*		+
· <i>Hieracium pilosella</i>	r		r				4	2
· <i>Poa pratensis</i> var. <i>humilis</i>	r				+	+	+	
K · <i>Cerastium semidecandrum</i>	+	r			1			
· <i>Lotus corniculatus</i>	+	+	+					
O? · <i>Vicia lathyroides</i>	1						+	+
· <i>Festuca rubra</i>					+		+	
· <i>Hypericum perforatum</i>							+	2
· <i>Koeleria albens</i>	r					+		
· <i>Sieglingia decumbens</i>		r					+	
· <i>Taraxacum agaurum</i>	r	+						
· <i>Viola canina</i>		r	+					
· <i>Ceratodon purpureus</i>	+	+		+	+			
· <i>Hypnum cupressiforme</i>	1				3	1	+	
· <i>Dicranum scoparium</i>							3	4
· <i>Cladonia glauca</i>	+	1		+	+	1		
· <i>C. sylvatica</i>		r			+		+	+
· <i>C. implexa</i>	r	r						
· <i>C. rangiformis</i> (*var. <i>pungens</i> + var. <i>muricata</i> )	+	*				+		
· <i>Cornicularia tenuissima</i>					+	2		

Addenda: No. 1 *Cardamine hirsuta* r, *Cynoglossum officinale* r, *Erodium glutinosum* r, *Salix repens* r, *Parmelia physodes* r, *Cladonia gracilis* r. No. 2 *Cladonia bacillaris* +, *C. tenuis* r. No. 3 *Taraxacum* sp. r. No. 4 *Hieracium umbellatum* +, *Cladonia mitis* r. No. 5 *Trifolium arvense* +, *Erodium* sp. +. No. 7 *Helictotrichon pubescens* +, *Thymus pulegioides* +.

De *Festuca-Galium*-ass. wordt aangetroffen in verschillende valleien waar eertijds een vorm van landbouw uitgeoefend is (Bierlap, nabij Ruigenhoek). Op de ontkalkte bodem heeft zij zich via de *Agrostis canina* var. *arida*-*Polytrichum juniperinum*-gemeenschap kunnen ontwikkelen. Bij een intensieve begrazing door konijnen, zoals die in het verleden heeft plaatsgehad, is de associatie vrijwel stationair. Rechtstreekse vestiging van houtige gewassen neemt men slechts bij uitzondering waar. De *Festuca-Galium*-ass. ruimt eerst het veld wanneer vanuit aangrenzende begroeiingen afbrekende soorten (duindoorn, kruipwilg, liguster) daarin doordringen.

Waar de gemeenschap na vergraving of andere terreinverwonding aangetast wordt door de wind, vestigt zich een vegetatie van *Carex arenaria*, *Festuca rubra*, *Rubus caesius*, *Senecio jacobaea*, *Ceratodon purpureus* en eventueel enige kenmerkende soorten van de *Erodium-Phleum*-ass. (in schema op p. 12 als *Carex arenaria-Ceratodon*-gemeenschap). Indien heesters in dit stadium geen bezit van het terrein vermogen te nemen, kan uit dergelijke pionierbegroeiingen opnieuw een *Festuca-Galium*-ass. ontstaan.

Over de plaats welke de associatie in het systeem der plantengemeenschappen dient in te nemen, heeft geen eenstemmigheid geheerst. Oorspronkelijk werd zij ingedeeld bij het *Corynephorion canescentis* (BRAUN-BLANQUET & DE LEEUW 1936, TÜXEN 1937). WESTHOFF (1947) voerde belangrijke argumenten aan voor een rangschikking onder het *Koelerion albescentis*. In latere publikaties blijkt TÜXEN teruggekomen te zijn op zijn aanvankelijk ingenomen standpunt. Weliswaar mist men in het in 1955 door hem gegeven overzicht de naam *Festuceto-Galietum*, maar het onder het *Koelerion* gerangschikte „*Agrostideto-Poetum humilis*” moet wel als synoniem voor deze gemeenschap of een deel daarvan bedoeld zijn. Ook de bewuste Wassenaarse opnamen duiden op een veel grotere verwantschap met het *Koelerion* dan met het *Corynephorion*. In overeenstemming hiermee wordt de *Festuca ovina-Galium verum*-ass. in deze publikatie gerangschikt onder het *Koelerion albescentis* (cf. p. 11).

#### 11. RANUNCULUS BULBOSUS-TRIFOLIUM STRIATUM-ASS. (ASS. NOV.)

Staat het duingrasland (*Taraxacum-Galium*- of *Festuca-Galium*-ass.) bloot aan intensieve menselijke betreding, eventueel gepaard gaande met aanvoer van organisch materiaal, dan treden in de floristische samenstelling belangrijke verschuivingen op. Soorten van het *Koelerion albescentis* boeten aan presentie en abundantie in. *Festuca ovina* en *Calamagrostis epigejos* worden daarbij geheel of gedeeltelijk verdrongen door enige andere grassen, zoals *Poa pratensis*, *Festuca rubra*, *Agrostis tenuis*, *Phleum pratense* en *Bromus mollis*. Er ontstaat verwantschap met het *Arrhenatherion elatioris*, meer speciaal met de *Lolium perenne-Cynosurus cristatus*-ass. subass. v. *Luzula campestris* Tx. 37, het beweide grasland op droge en relatief voedselarme bodem. Daarnaast tonen enige soorten de kalkarmoede van de bovenste bodemhorizont aan: *Rumex acetosella*, *Trifolium arvense*, *Hypochaeris radicata*, *Potentilla argentea*. De ruderaal invloed, waaraan deze graslanden onderworpen zijn (vooral Harstenhoek, zie verder), weerspiegelt zich met name in het regelmatige en vaak overvloedige optreden van *Convolvulus arvensis*, terwijl ook het voorkomen van *Taraxacum tortilobum* en *Asparagus officinalis* var. *prostratus* in deze richting duidt. Meer in het bijzonder op tred wijzen *Plantago major* en *Lolium perenne*.

Enige belangwekkende soorten blijken zich binnen het onderzochte gebied tot

deze graslanden te bepalen, nl. *Trifolium striatum*, *Ranunculus bulbosus* en *Poa bulbosa*.

*Trifolium striatum* trof men in deze gemeenschap vrij regelmatig aan op de inmiddels aan stadsuitbreiding ten prooi gevallen Duttendel. Op de Harstenhoek, een vallei die in hoofdzaak door de *Ranunculus bulbosus*-*Trifolium striatum*-ass. in beslag wordt genomen, vond ik *Trifolium striatum* slechts éénmaal. *Ranunculus bulbosus* is op de Harstenhoek minder zeldzaam. In het overige duinterrein ontbreekt deze soort nagenoeg, zulks in tegenstelling tot de duinen tussen Katwijk en Noordwijk, waar zij algemeen in de *Anthyllis-Silene*-ass. optreedt. *Poa bulbosa* schijnt zich geheel tot de Harstenhoek te beperken, waar zij abundant is op enige sterk betreden en veelvuldig door nettenkarren bereden plaatsen.

De gemeenschap is bij voortduring van het heersende milieu stationair. Bij verdere intensivering der betreding ontwikkelt zij zich tot de *Plantago major-Lolium perenne*-ass. (25).

Lokaal beperkt de gemeenschap zich tegenwoordig vrijwel tot de reeds genoemde Harstenhoek. Deze uitgestrekte, in de achttiende eeuw ontgonnen vallei nabij Scheveningen is thans sinds vele jaren in gebruik voor het drogen en boeten van netten. Het één en ander brengt een sterke betreding van dit terrein met zich mee. Met de netten worden verschillende organische en anorganische stoffen aangevoerd (vgl. optreden ruderalesoorten). Zelfs kan de beweidingfactor niet geheel worden uitgeschakeld, aangezien de netten door paarden gebracht en gehaald worden. Overgangsvormen naar de *Plantago major-Lolium perenne*-ass. vindt men behalve op de Harstenhoek op voor publiek opengesteld terrein in Meijndel.

De regionale verbreiding van de *Ranunculus bulbosus*-*Trifolium striatum*-ass. is nog weinig bekend. Begroeiingen die een typischer vorm van dezelfde gemeenschap uitmaken trof ik aan als beweide grasland op duinruggen van het oude duinlandschap, nl. bij Voorhout en bij De Zilk. Ter vergelijking werd een drietal opnamen van deze vegetatie in tab. 8 opgenomen. Behalve door *Ranunculus bulbosus*, *Trifolium striatum* en andere der bij de lokale beschrijving genoemde

TAB. 8. *Ranunculus bulbosus*-*Trifolium striatum*-ass.

Subassociatie/Subassociation Nummer/Number of record	Koeleria-					typicum		
	1	2	3	4	5	6	7	8
Jaar/Year	56	56	56	55	55	55	55	55
Maand/Month	5	5	6	6	6	6	6	6
Vindplaats/Locality {	8	9	8	10	17	1)	1)	1)
	98 <sup>7</sup>	98 <sup>7</sup>	98 <sup>7</sup>	98 <sup>8</sup>	99 <sup>0</sup>			
Oppervlakte in m <sup>2</sup> /Area in sq.ms.	5	8	8	4	4	4	4	4
Soortental/Number of species	19	26	22	17	27	24	20	25
Bedekking in %/Cover in %	95	95	95	95	100	100	100	100
K a · <i>Ranunculus bulbosus</i>	+	r	+			r	+	r
O a · <i>Trifolium striatum</i>				+	2	+	+	
O a · <i>T. arvense</i>	+		+	+	1	+		
O a · <i>T. campestre</i>				+	+	+	+	1
O a · <i>Potentilla argentea</i>	+	+						
O · <i>Cerastium arvense</i>	+	+	1	1		+	2	2
O? · <i>Vicia lathyroides</i>		+	+		+			+
· <i>Agrostis tenuis</i>	3	1	1	3	+	3	4	4
· <i>Festuca rubra</i> (var. <i>arenaria</i> et var. <i>indet.</i> )	3	4	+	1	2	2	1	+

<sup>1)</sup> No. 6/7 Oude strandwal tussen Voorhout en Rijsburg, zwak begraasd. No. 8 Id. ten N. van Langeveld, begraasd. / Nos. 6/7 Old and low ridge of dunes between Voorhout and Rijsburg, slightly grazed. No. 8 Id. north of Langeveld, grazed.

TAB. 8. Vervolg/*Continued*

Subassociatie/ <i>Subassociation</i>		Koeleria-					typicum		
Number/ <i>Number of record</i>		1	2	3	4	5	6	7	8
	· <i>Poa pratensis</i>	1	2	2	2	1	2	2	+
	· <i>Rumex acetosella</i>	2	2	2	+		1	+	+
	· <i>Achillea millefolium</i>		+	+		1	+	1	+
	· <i>Bromus mollis</i>	1	+	+	+	+		+	+
	· <i>Hypochaeris radicata</i>		r	+		+	2	2	1
	· <i>Plantago lanceolata</i>	+	+		+	+			+
	· <i>Phleum pratense</i> (incl. var. <i>nodosum</i> )	+		1	+	2			
	<i>Koeleria albescens</i>			+	2	+			
	<i>Galium verum</i>	+		1	1				
	<i>Taraxacum agaurum</i>	+	+	+					
	<i>Asparagus officinalis</i> var. <i>prostratus</i>		r			r			
	<i>Festuca ovina</i>			+		r			
	<i>Helictotrichon pubescens</i>	+				2			
K	<i>Ononis repens</i>					+			
K	<i>Thymus pulegioides</i>				+				
V	<i>Ornithopus perpusillus</i>						3	2	+
V	<i>Aira praecox</i>						2	2	1
V	<i>A. caryophyllaea</i>								+
O	<i>Scleranthus perennis</i>								+
	<i>Convolvulus arvensis</i>		+	2	+	2			
	<i>Carex arenaria</i>			r	+	+			
	<i>Trifolium dubium</i>						1	+	1
	<i>T. repens</i>						1	+	2
	<i>Taraxacum tortilobum</i>	+	+	r					
	<i>T. sp.</i>							r	+
K	<i>Cerastium semidecandrum</i>	1	+						
	<i>Leontodon autumnalis</i>						+		+
	<i>Lolium perenne</i>		+			2			
	<i>Lotus corniculatus</i>		r						3
	<i>Luzula campestris</i>						+	1	
	<i>Plantago major</i>		r	+					
	<i>Hypnum cupressiforme</i>	2	+	+	1		+	+	
	<i>Brachythecium albicans</i>					1	+	1	1
	<i>Polytrichum juniperinum</i>			+			2	1	2
	<i>Ceratodon purpureus</i>	+	1						+
	<i>Rhytidiadelphus squarrosus</i>						+	1	

ADDENDA: No. 1 *Plantago coronopus* +. No. 2 *Allium vineale* +, *Erodium cicutarium* +, *E. glutinosum* r, *Taraxacum rubicundum* r. No. 5 *Crepis capillaris* r, *Dactylis glomerata* +, *Senecio jacobaea* r, *Mnium affine* +, *Bryum argenteum* r, *B. sp.* +. No. 6 *Anthoxanthum odoratum* +, *Cerastium holosteoides* +, *Cynosurus cristatus* r. No. 8 *Medicago lupulina* +.

soorten zou de gemeenschap zich regionaal kenmerken door *Aira praecox*, *A. caryophyllaea*, *Ornithopus perpusillus*, *Scleranthus perennis* en *Cerastium arvense*. De vorm van het jonge duinlandschap onderscheidt zich enerzijds door het optreden van *Koelerion*-elementen, anderzijds door het ontbreken van enige acidofielen (*Aira*-soorten, *Ornithopus*, *Scleranthus*). Het is niet uitgesloten dat de associatie afgezien van de duinstreek wegens het vergelijkbaar edafisch milieu en het areaal van de meest kenmerkende soorten ook wordt gevonden in het Fluviaal District (rivierduintjes). Afgaande op de door TÜXEN & PREISING (1951) gegeven soortenlijsten kan geen twijfel bestaan omtrent de indeling van de *Ranunculus bulbosus*-*Trifolium striatum*-ass. bij het *Thero-Airion* (*Festuco-Brometea*).



## II. HYDROFIELE GEMEENSCHAPPEN

### INLEIDING

Voordat een aanvang werd gemaakt met de infiltratie van de Wassenaarse duinen met rivierwater (november 1955) trof men in het gebied slechts een drietal plaatsen aan, waar het grondwater als open water aan de dag trad of althans het maaiveld gedurende een deel van het jaar bereikt werd. Het betrof hier uitsluitend plaatsen met kunstmatig reliëf, en wel:

(1) „De Plas”, een vergraven duinkom nabij de Watertoren van de Haagse Duinwaterleiding, waarin gedurende het gehele jaar water staat. Deze plas is vrijwel omzoomd door een gesloten rietkraag. Langs de oever staan wilgen, overwegend *Salix alba*, maar ook *S. amygdalina*, *S. fragilis*, *S. purpurea* en *S. viminalis*.

(2) Het uiteinde van sprang H („Elleboogsprang”). Hier bevond zich een klein poeltje, 1 à 2 m in doorsnee, waarin *Lemna minor* voorkwam. Bij de infiltratie is sprang H geheel onder water komen te staan.

(3) Sprang G („Natte Sprang”). In de O. helft van deze sprang reikte het grondwater gedurende een groot deel van het jaar ongeveer tot aan het maaiveld. In het laagste deel, waar veelal enig water stond, werd een dichte begroeiing aangetroffen, gekenmerkt door dominantie van *Phragmites communis*, *Calamagrostis epigejos*, *Juncus subnodulosus* of *J. articulatus*. Ook hier vond men enige opslag van *Salix cinerea* en *Betula* sp.. Langs de randen van het pad dat door de sprang voert was plaatselijk een pionierbegroeiing met *Juncus bufonius* als dominant tot ontwikkeling gekomen (*Nanocyperion flavescentis*). De laatste jaren is het grondwater belangrijk gestegen, zodat thans de gehele sprang blank staat.

Op deze drie plaatsen kon men een aantal planten vinden die elders in het gebied ontbraken of zeer zeldzaam waren. *Epilobium hirsutum*, *Iris pseudacorus* waren mij vóór 1956 spontaan slechts van „De Plas” bekend,<sup>1)</sup> *Lemna minor* kende ik alleen van sprang H.<sup>2)</sup> Botanisch het interessantst was ongetwijfeld sprang G. *Juncus articulatus*, *J. subnodulosus*, *J. bufonius*, *Hydrocotyle vulgaris*, *Scirpus maritimus*, *Eleocharis palustris*, *Carex serotina* subsp. *pulchella* en *Orchis incarnata* kwamen uitsluitend hier voor, afgezien van de beide laatste soorten zelfs abundant. Dat deze en andere soorten die op een hoge vochtigheid van de bodem aangewezen zijn eertijds in de Wassenaarse duinen algemener waren, lijdt geen twijfel (BOERBOOM 1958a).

### 12. CENTAURIUM VULGARE-SAGINA NODOSA VAR. MONILIFORMIS-ASS. D., S. ET W. 40

In de inleiding tot de hydrofiele gemeenschappen werd melding gemaakt van een pionierbegroeiing, die zich langs de randen van het pad door sprang G ontwikkelde had. *Juncus bufonius* domineert in deze vegetatie, een laag blijvende vorm van *Juncus articulatus* is soms mede dominant. Sporadisch treden daarnaast enige opmerkelijke dwergfanerogamen op: *Sagina nodosa* var. *moniliformis* en *Carex serotina* subsp. *pulchella* (hiervan in 1956 twee ex.). De begroeiing behoort tot de *Centaurium vulgare-Sagina nodosa* var. *moniliformis*-ass..

<sup>1)</sup> *Iris pseudacorus* komt bovendien voor in Meijendel in een vijvertje van een verwilderde tuin.

<sup>2)</sup> Het is niet uitgesloten dat *Lemna minor* eveneens in „De Plas” voorkwam.

TAB. 9. *Centaureum vulgare*-*Sagina nodosa* var. *moniliformis*-ass.

Augustus/August 1956. Vindplaats/Locality 15-93<sup>4</sup>. Expositie/Aspect NW. Helling/Slope 3°. Oppervlakte/Area 10 m<sup>2</sup>. Soortental/Number of species 17. Hoogte/Height -0.2 m (dwergheesters/dwarf shrubs -0.5 m, fructificerende grassen/fructiferous grasses -0.7 m). Bedekking/Cover 90%. Grondwater op/Ground water level at 0.2-0.5 m.

<i>Juncus bufonius</i>	3 fl
<i>J. articulatus</i>	3 fl
<i>Sagina nodosa</i> var. <i>moniliformis</i>	+ fl
<i>Carex serotina</i> subsp. <i>pulchella</i>	r fl
<i>Plantago major</i>	+
<i>Cirsium arvense</i>	+
<i>Rumex crispus</i>	+ fr
<i>Agropyron repens</i>	+
<i>Holcus lanatus</i>	2 fr
<i>Agrostis stolonifera</i>	1 fr
<i>Carex flacca</i>	+
<i>Mentha aquatica</i>	1 fl
<i>Lotus corniculatus</i>	+
<i>Carex arenaria</i>	+
<i>Salix repens</i>	2
<i>S. cinerea</i>	+ k
<i>Hippophaë rhamnoides</i>	r

Het in tab. 9 weergegeven associaat is fragmentair ontwikkeld. Van de constante kensoorten ontbreekt o.a. *Centaureum vulgare*. Enige soorten geven aanwijzingen omtrent het verloop van de successie. Waarschijnlijk leidt deze via een *Agropyro-Rumicion crispi* Nordhagen 40 tot een struikbegroeiing.

Iets lager, waar het grondwater haast tot aan het bodemoppervlak reikt, bestaat de vegetatie vrijwel uitsluitend uit *Juncus bufonius* en *J. articulatus*. Kensoorten van de associatie ontbreken.

De *Centaureum-Sagina*-ass. beperkte zich tot sprang G, waar slechts luttele vierkante meters door de gemeenschap in beslag werden genomen. Door de stijging van het grondwater sinds 1956 is deze vindplaats verloren gegaan. Inmiddels hebben zich op ettelijke plaatsen in het terrein *Nanocyperion*-vegetaties ontwikkeld (BOERBOOM 1960).

Regionaal omvat het areaal van de associatie zowel Wadden- als Duindistrict (BRAUN-BLANQUET & DE LEEUW 1936, DIEMONT e.a. 1940, WESTHOFF e.a. 1946, WESTHOFF 1947, 1951b, SCHROEVERS 1951). De auteurs kenden de gemeenschap echter niet van het vasteland van Holland, waar de grondwaterspiegel in verband met de wateronttrekking in het algemeen te diep ligt. Ook voor de Belgische duinen wordt de associatie vermeld (La Panne: DUVIGNEAUD 1947, LAMBINON 1956). In het Z. deel van het areaal is *Blackstonia perfoliata* kensoort (op Voorne subsp. *serotina* in La Panne subsp. *perfoliata*).

De afgrenzing van de *Centaureum vulgare-Sagina nodosa* var. *moniliformis*-ass. tegen de zeer verwante *Gentiana uliginosa-Centaureum vulgare*-ass., door BRAUN-BLANQUET & DE LEEUW van Ameland beschreven (1936), is nog niet duidelijk. Het moet betwijfeld worden of beide gemeenschappen als afzonderlijke associaties naast elkaar gehandhaafd kunnen worden. TÜXEN (1955 a) noemt het laatste gezelschap voor de Duitse Waddeneilanden.

### 13. PHRAGMITES COMMUNIS-, JUNCUS ARTICULATUS- EN J. SUBNODULOSUS-SOCIATIE

De rietvegetatie van „De Plas” bestaat geheel uit *Phragmites communis*. Alleen langs de oevers vindt men enige andere soorten (*Eupatorium cannabinum*, *Epilobium hirsutum*). De begroeiing behoort tot het *Phragmitium eurosibiricum*.

In sprang G vielen in de jaren voorafgaande aan de kunstmatige infiltratie ook de laagste delen, die een gesloten rietbegroeiing droegen, van tijd tot tijd droog. Het aandeel van andere soorten in deze *Phragmites*-facies was aanmerkelijk groter (tab. 10 no. 1).

Op de iets hoger gelegen delen van deze sprang moest *Phragmites* zijn plaats als dominant afstaan aan *Juncus articulatus* of *J. subnodulosus*, soms aan *Eupatorium cannabinum*, *Calamagrostis epigejos* en/of *Salix repens*. Hoewel ook deze

TAB. 10. *Phragmites communis*-, *Juncus articulatus*- & *J. subnodulosus*-soc.

Nummer/Number of record	1	2	3
Jaar/Year	56	56	56
Maand/Month	6	8	6
Vindplaats/Locality {	14	14	15
	93 <sup>a</sup>	93 <sup>a</sup>	93 <sup>a</sup>
Oppervlakte in m <sup>2</sup> /Area in sq.ms.	45	30	350
Soortental/Number of species	18	15	36
Bedekking in %/Cover in %	100	100	100
<i>Phragmites communis</i>	5		+
<i>Equisetum arvense</i>	+	1	+
<i>Eupatorium cannabinum</i>	1	+	3
<i>Mentha aquatica</i>	1	2	2
<i>Galium uliginosum</i>	r	+	1
<i>G. aparine</i>	r		+
<i>G. palustre</i>	+		+
<i>Orchis incarnata</i>	r		r
<i>Poa trivialis</i>	+		2
<i>Ranunculus acris</i>	r		r
<i>Solanum dulcamara</i>	+		1
<i>Urtica dioica</i>	+		+
<i>Juncus articulatus</i>		4	+
<i>Calamagrostis epigejos</i>		3	+
<i>Carex flacca</i>		+	+
<i>C. trinervis</i>		r	+
<i>Cirsium arvense</i>		+	+
<i>Holcus lanatus</i>		+	+
<i>Poa pratensis</i>		+	+
<i>Rubus caesius</i>		+	r
<i>Salix repens</i>		1	+
<i>Agrostis stolonifera</i>		1	
<i>Juncus subnodulosus</i>			4
<i>Hydrocotyle vulgaris</i>			2
<i>Scirpus maritimus</i>			1
<i>Acrocladium</i> sp.	+		2
<i>Brachythecium</i> sp.	2		2

Addenda: No. 1 *Lythrum salicaria* +, *Cardamine pratensis* r, *Mnium affine* +, *M. undulatum* +. No. 2 *Betula pubescens* r (juv). No. 3 (struikl./shrub-l.: hoogte/height 1,5-5 m, bedekking/cover 20%) *Salix cinerea* 2, *S. repens* +, *Betula pubescens* +, *B. verrucosa* +. *Solanum dulcamara* +, *Lonicera periclymenum* r; (kruid- & mosl./herb- & moss-l.) *Cirsium palustre* +, *Eleocharis palustris* +, *Vicia hirsuta* +, *Crataegus monogyna* r (juv), *Mnium* sp. +.

randvegetaties elementen van het *Phragmition* kunnen bevatten (no. 3 behalve *Phragmites* bv. *Eleocharis palustris* en *Scirpus maritimus*), mogen zij niet meer tot dit verbond gerekend worden. Verschillende soorten duiden op een relatie tot de *Scheuchzerio-Caricetea fuscae* (Nordhagen) Tx. 37.

Verwante vegetaties vindt men o.m. op de Waddeneilanden in vochtige en vrij jonge duinvalleien (WESTHOFF 1947, DEN HARTOG 1951, SCHROEVERS 1951). Evenals de vorige associatie komen ook deze gemeenschappen op het vasteland van Holland slechts sporadisch voor. Op de Zuidhollandse (en Zeeuwse ?) eilanden, waar de duinen over het algemeen minder onderhevig zijn geweest aan een daling van de grondwaterspiegel, zijn ze daarentegen geenszins zeldzaam (Voorne !).

Van belang is in dit verband nog de associatie van *Carex trinervis* en *Drepanocladus aduncus* Duv. 47, een tot het *Caricion davallianae* te rekenen gemeenschap van vochtige duinvalleien in W.-Vlaanderen. De *Juncus subnodulosus*-facies van sprang G vertoont verwantschap met de door DUVIGNEAUD beschreven subassociatie van deze soort, welke binnen de gemeenschap een latere successiefase voorstelt. Deze subassociatie herbergt reeds verschillende *Molinion*-soorten (o.m. *Lysimachia vulgaris*), die bij de verdere ontwikkeling in aantal toenemen (*Calamagrostis epigejos*-*Juncus subnodulosus*-ass. Duv. 47).

Over het opmerkelijk aantal soorten dat binnen het onderzochte gebied alleen in sprang G voorkwam, werd reeds gesproken. Niet al deze soorten hebben de sterke grondwaterstijging der laatste jaren kunnen volgen.

Door vestiging van *Salix cinerea* en *Betula* sp. kan zich uit de verschillende vegetaties een moerasbos ontwikkelen. *Solanum dulcamara* breidt zich hierbij uit. In de begroeiing weergegeven in tab. 10 no. 3 heeft een ontwikkeling in deze zin plaats.

### III. DWERGSTRUWELEN EN STRUWELEN

#### INLEIDING

In de Wassenaarse duinen worden (dwerg)struikformaties betrekkelijk veelvuldig aangetroffen. Meer nog dan de absolute hoeveelheid valt de grote verscheidenheid der struwelen op. Evenals in vele andere Noordwesteuropese duingebieden spelen *Hippophaë rhamnoides* subsp. *maritima* Van Soest en *Salix repens* subsp. *arenaria* in deze vegetaties een voorname rol. Daarnaast zijn echter vele andere heesters van belang.

Voor de analysering der struwelen is een tweetal associatiebeschrijvingen van betekenis: (1) die van het *Hippophaëto-Salicetum arenariae* door BRAUN-BLANQUET & DE LEEUW (1936) en (2) die van het *Hippophaëto-Ligustretum* door MELTZER (1941).

Sub 1. *Hippophaë rhamnoides* en *Salix repens* kunnen tot dominantie geraken (a) in primair kalkarme en in kalkrijke duinen, (b) in xero- zowel als hygroserie, (c) in pionierbegroeiingen en min of meer stationaire eindstadia. Gemakkelijk zou hier de onjuiste conclusie uit getrokken kunnen worden, dat de eisen welke beide soorten aan hun milieu stellen in hoofdzaak overeenstemmen. Het optimaal edafisch milieu van de twee soorten – en daarmee de concurrentiekracht op verschillende standplaatsen – loopt echter sterk uiteen. Bovendien geeft de duindoorn op geaccidenteerd terrein de voorkeur aan zuidexposities, de

kruipwilg aan noordexposities. Nog een derde factor is er debet aan, dat beide soorten als regel onderling gescheiden optreden, nl. de beperkte vestigingsmogelijkheden (zie 14a en 15a) in samenhang met de in hoofdzaak vegetatieve vermeerdering en sterke neiging tot faciesvorming. In de gevallen dat duindoorn en kruipwilg gecombineerd aangetroffen worden vertegenwoordigen de soorten in het algemeen verschillende successiestadia.

De floristische verschillen tussen kruipwilg- en duindoornstruwelen – welke laatste op zichzelf een zeer heterogene eenheid vormen, zie sub 14 – treden het duidelijkst aan de dag in de kalkrijke duinen van het Duindistrict. In het Waddendistrict heeft door het geringere kalkgehalte van de bodem een relatief snelle uitloging van de bovenste horizont plaats. Acidofielen, kenmerkend voor de kruipwilgbegroeiingen, vestigen zich daardoor reeds spoedig in het duindoornstruweel (WESTHOFF 1947: stadium met *Polypodium* en *Hippophaë*).

Met de invoering van het *Hippophaëto-Salicetum arenariae*, beschreven voor het Waddeneiland Ameland, werd een poging gedaan de duindoorn- en kruipwilgstruwelen der xeroserie te verenigen. Deze gemeenschap is niet algemeen aanvaard, aan welk feit behalve de reeds vermelde omstandigheden ook de onvolkomen beschrijving (heterogeen opnamemateriaal en deels zeer twijfelachtige kensoorten) zeker niet vreemd is (zie MELTZER 1940, WESTHOFF 1947 msc.). Een juister beeld van hetgeen door BRAUN-BLANQUET & DE LEEUW bedoeld moet zijn, verkrijgt men uit de verkorte tabel die TÜXEN (1937) van het *Hippophaëto-Salicetum* der Oostfriese eilanden geeft. De gemeenschap zou in de sterk ontkalkte duinen vnl. op N- en O-hellingen en op vlakke duinkoppen het eindstadium in de successie vormen. Het wekt bevreemding dat de duindoorn in deze vegetaties nog een voorname rol kan spelen (vgl. 14b).

In 1955 werd naast het *Hippophaëto-Salicetum arenariae* door TÜXEN als nomen nudum het *Polypodiето-Salicetum arenariae* ingevoerd. Aangenomen moet worden dat de eerste gemeenschap hier een overgangsfase voorstelt, terwijl met het *Polypodiето-Salicetum* het eindstadium (waarin *Hippophaë* ontbreekt) bedoeld is.

Het moet in twijfel worden getrokken of beide associaties naast elkaar bestaansrecht hebben. Inderdaad wordt in een latere publikatie (1956) de differentiatie van deze duinstruwelen op een lager niveau tot uitdrukking gebracht: binnen het *Hippophaëto-Salicetum arenariae* onderscheidt TÜXEN daar een initiaalfase, een *typicum* en een *polypodietosum*.

Bepaalde kruipwilgstruwelen van het Duindistrict stemmen in floristische samenstelling, syngenesie en synoecologie in sterke mate overeen met de hier besproken gemeenschap der Waddeneilanden en dienen daarmee ongetwijfeld tot één associatie verenigd te worden. De duindoorn treft men in deze struwelen echter slechts incidenteel en als regel met geringe vitaliteit aan (relict). Het zou daarom misleidend zijn de naam van deze heester te verbinden aan een associatie, die zowel de door BRAUN-BLANQUET, DE LEEUW en TÜXEN bedoelde vegetaties der Waddeneilanden als deze kruipwilgbegroeiingen van het Duindistrict omvat. *Polypodium vulgare* blijkt echter in het Duin- en in het Waddendistrict een optimum binnen deze associatie te bereiken. Door BRAUN-BLANQUET & DE LEEUW, evenals door TÜXEN, wordt *Polypodium* als kensoort opgegeven. Dienovereenkomstig zal hier de naam *Polypodium vulgare-Salix repens* subsp. *arenaria-ass.* (syn. *Polypodiето-Salicetum arenariae* Tx. 55 n.n.) worden aangehouden.

De plaats, welke aan de duindoornstruwelen van het Duindistrict toegekend moet worden, zal in hetgeen volgt behandeld worden.

Sub 2. DE LEEUW gaf in 1934 in een korte schets de ontwikkeling van het soortenrijke duinstruweel op Voorne weer en wees op de betrekkingen van dit struweel met het *Quercion pubescentis*. Op deze publikatie zal nog nader worden teruggekomen. Daarnaast bestaat een voorlopige beschrijving van de struwelen en bossen der Wassenaarse duinen van VAN SOEST (1937 msc.).<sup>1)</sup> Een meer algemene behandeling van de duingemeenschappen met houtige gewassen danken wij aan MELTZER (1940, 1941). Deze auteur voerde de term *Hippophaëto-Ligustretum* in, binnen welke associatie de struwelen en berkenbossen van de jonge duinen van het Duindistrict, voor zover niet gerekend tot het *Alnion glutinosae* en onder uitsluiting van de dwergstruwelen van *Salix repens*, verenigd worden. MELTZER onderscheidt drie subassociaties: het *Hippophaëto-Ligustretum asparagetosum*, *betuletosum albae* en *eupatorietosum*.

Deze indeling wordt thans algemeen als verouderd beschouwd. De vereniging tot één associatie van structureel dermate verschillende vegetaties als struwelen en bossen is volgens de huidige opvattingen onaanvaardbaar. Bij het vegetatieonderzoek van de Verbrande Pan bij Bergen (WESTHOFF & HOFFMANN 1950, 1951) werd reeds een scherpe scheiding tussen duinstruweel en duinbos doorgevoerd (zie ook IV, inleiding). Tegenwoordig wordt in de synsystematiek doelbewust gestreefd naar een zo nauw mogelijke aansluiting bij de in de klassieke plantengeografie toegepaste indeling in formaties (TÜXEN 1952, VAN LEEUWEN & DOING KRAFT 1955, 1959, DOING KRAFT 1956). Zo werden door TÜXEN (l.c.) de heggen en struwelen, voordien verspreid over *Fagetalia* en *Quercetalia pubescentis*, tot één orde samengevat: *Prunetalia spinosae*. TÜXEN onderscheidt hierbinnen een viertal voornamelijk op geografische verschillen gebaseerde verbonden: *Berberidion vulgaris*, *Rubion subatlanticum*, *Salicion arenariae* en *Prunion fruticosae*. De struwelen der Noordwesteuropese duinkust van Kaap Skagen tot Cap Gris Nez werden in de oorspronkelijke publikatie ten onrechte alle tot het *Salicion arenariae* gerekend. Ongetwijfeld behoort namelijk het duindoornliguster-meidoorn-struweel der kalkrijke duinen, zoals dit o.m. door DE LEEUW en door MELTZER beschreven werd, tot het *Berberidion*. Het *Salicion arenariae*, waaraan een beperkter betekenis toegekend dient te worden dan bij TÜXEN geschiedde, hoort niet thuis in de *Prunetalia spinosae* (zie 15b).

Maar ook wanneer de subassociatie van *Betula alba* uit het *Hippophaëto-Ligustretum* gelicht wordt, blijkt een verdere splitsing der associatie geboden. Aan vele botanici zijn reeds eerder de dichte struikformaties van duindoorn en vlier opgevallen, die zich op talrijke plaatsen langs de Noordzeekust in de wind schaduw van de eerste duinkam uit de *Elymus-Ammophila*-ass. ontwikkelen. Een levendige beschrijving van de vlierbosjes der jonge duinen vindt men al bij JESWIET (1912, p. 78). DE LEEUW (1934) vestigde in zijn studie over Voorne de aandacht op de belangrijke verschillen tussen het duindoorn-vlier-struweel achter de zeereep en de aan soorten rijkere struwelen met o.a. liguster, die meer landinwaarts gevonden worden. Hij betwijfelt of men in het eerste geval met een afzonderlijke associatie te doen heeft. Ook WEEVERS (1940) wijdt speciale beschouwingen aan de duindoorn- en vliervegetaties, die op Goeree op geringe afstand tot de kust optreden en floristisch belangrijk afwijken van het duindoornliguster-struweel op dit eiland. MELTZER achtte de karakteristiek hiervan te zwak en sprak van een *Hippophaë*-variant van het *Hippophaëto-Ligustretum asparagetosum*. Het is mij uit de genoemde en andere publikaties, daarnaast uit

<sup>1)</sup> VAN SOEST beschrijft een „*Betuleto-Crataegetum*”, waarvan hij een „heesterstadium” en een „boomstadium” onderscheidt.

eigen waarnemingen duidelijk geworden, dat het hier een zeer regelmatig wederkerende eenheid betreft van constante samenstelling, met eigen kensoorten en differentiërende soorten. Synoecologisch is de gemeenschap goed te onderscheiden van het overige duinstruweel (*Hippophaë rhamnoides*-*Ligustrum vulgare*-ass. s.s.). Lokaal sluiten de arealen van beide gemeenschappen elkaar vaak min of meer uit. Regionaal overlapt het areaal van het *Hippophaë-Sambucus*-struweel dat van de *Hippophaë-Ligustrum*-ass.. Men zie voor één en ander de bijzondere beschrijvingen der beide gemeenschappen. Het is m.i. dan ook alleszins gewettigd naast de *Hippophaë rhamnoides*-*Ligustrum vulgare*-ass. een afzonderlijke *Hippophaë rhamnoides-Sambucus nigra*-ass. te onderscheiden.

In het voorgaande is duidelijk de centrale plaats tot uitdrukking gekomen welke *Hippophaë rhamnoides* in het geheel der duinstruwelen inneemt. Het is gewenst hier nog eens de aandacht te vestigen op de grote fysiognomische zowel als floristische verschillen van de diverse *Hippophaë*-struwelen (zie o.m. ook VAN DIEREN 1934, WESTHOFF 1947).

De soms meer dan manshoge en vrijwel ondoordringbare duindoornstruwelen achter de zeereep en in sommige duinvalleien dienen tot de *Hippophaë-Sambucus*- en de *Hippophaë-Ligustrum*-ass. te worden gerekend. Vrijwel geen soorten hiermee gemeen hebben de duindoornbegroeiingen die zich op weinig beschutte plaatsen in de zeereep ontwikkelen en waarin relictten van de *Elymus-Ammophila*-ass. overheersen. Ook de laagblijvende en open duindoornstruwelen op vele zuidhellingen wijken floristisch sterk af. De kruid- en moslaag doet hier in floristische samenstelling sterk aan de *Erodium-Phleum*-ass. denken. WESTHOFF (l.c.) sprak voor analoge vegetaties op de Waddeneilanden van een *Hippophaë*-facies van het *Tortuleto-Phleetum*. Daarnaast kan men – vnl. in valleien en in laag, zwak geaccidenteerd terrein – een enigszins hoger en meer gesloten duindoornstruweel aantreffen met *Calamagrostis epigejos* als dominant in de kruidlaag. Geen van deze struwelen laat zich ongedwongen met één der tot dusver genoemde gemeenschappen verenigen. Zij zullen als consociatie van *Hippophaë rhamnoides* afzonderlijk worden beschreven.

#### 14. HIPPOPHAË RHAMNOIDES-CONSOCIATIE

##### a. Floristische samenstelling, successie en lokale verbreiding

*Hippophaë rhamnoides* vestigt zich uitsluitend op kalkhoudende bodem. Veelal geschiedt dit door middel van wortelopslag uit een aangrenzende duindoornbegroeiing. In dat geval kan de duindoorn zich ook uitbreiden over een gesloten grasmat (*Taraxacum-Galium*- of *Festuca-Galium*-ass.). Een enkele maal dringt de soort zelfs een kruipwilgstruweel binnen. Overigens vestigt de duindoorn zich bij voorkeur in niet geheel gesloten vegetaties: *Elymus-Ammophila*-ass. en *Erodium-Phleum*-ass. (zie 2b resp. 4b). Daar kan de soort ook rechtstreeks opslaan uit zaden door vogels aangevoerd (fazant, bonte kraai). Naast *Hippophaë* is de soms rijk ontwikkelde liaan *Solanum dulcamara* het enige houtige gewas in deze pionierstruwelen.

Doordat de duindoorn onder bepaalde omstandigheden gedurende geruime tijd een ijle stand behoudt en slechts een lichte schaduw werpt, kunnen soorten uit de voorafgegane begroeiing zich relatief lang handhaven. Aldus kan onderscheid worden gemaakt in een drietal gemeenschappen; voor de differentiërende soorten wordt verwezen naar tab. 11.

TAB. 11. Hippophaë rhamnoides-consoc.

Gemeenschap/Community Nummer/Number of record	Sonchus-variant			Phleum-variant			Hippophaë Calamagrostis-soc.		
	1	2	3	4	5	6	7	8	9
Jaar/Year	57	57	58	56	57	56	59	58	58
Maand/Month	6	6	6	6	6	8	6	10	10
Vindplaats/Locality	0.4	0.3	0.4	4	3	19	8	6	14
Expositie/Aspect	96°	94°	94°	93°	95°	92°	98°	97°	98°
Helling in °/Slope in °	ZO	ZO	ZO	Z	Z	W	-	Z	-
Oppervlakte in m²/Area in sq.ms.	15	15	15	25	15	10	-	5	-
Soortental/Number of species	20	10	20	120	10	15	10	20	20
	7	8	13	21	25	29	10	14	16
Struiklaag/Shrub-layer									
Hoogte in m/Height in ms.	0.8	0.8	0.9	0.9	1.0	0.9	1.1	1.3	1.1
Bedekking in %/Cover in %	95 <sup>1)</sup>	100 <sup>1)</sup>	100 <sup>1)</sup>	40	80	80	70	80	80
Hippophaë rhamnoides	3	5	5	3	5	5	4	5	5
Solanum dulcamara	2!	2!	2!	+	+	1		+	+
Kruid- & moslaag/Herb- & moss-layer									
Hoogte in m/Height in ms.	1 <sup>1)</sup>	1 <sup>1)</sup>	1 <sup>1)</sup>	0.5	0.5	0.5	0.6	1.1	0.7 <sup>2)</sup>
Bedekking in %/Cover in %	1 <sup>1)</sup>	1 <sup>1)</sup>	1 <sup>1)</sup>	70	70	100	100	80	100
Sonchus arvensis	1	+	+	+					
Ammophila arenaria	2	+	+	1					
Agropyron junceum	+								
Elymus arenarius			+						
Hieracium umbellatum			+						
Phleum arenarium			+	+	+	+			
Cerastium semidecandrum				+	1	+			
Sedum acre				r	1	1			
Bromus tectorum				+	+				
Carex arenaria					+	+			
Corynephorus canescens					r	+			
Erodium glutinosum					2	1			
Koeleria albescens				r	1				
Lotus corniculatus				r	+				
Viola tricolor				+		+			
Tortula ruralis				r	1	r			
Cladonia rangiformis					+	1			
Calamagrostis epigejos						2	4	4	5
Urtica dioica							3	+	+
Cirsium arvense								+	+
Linaria vulgaris									1
Polygonum convolvulus									+
Festuca rubra (*incl. subsp. dumetorum)	4*	2*	2*	+	3	2	+	1	2
Cynoglossum officinale		+	+	+	+	1	+	1	+
Rubus caesius	+	1	1	4			1		1
Galium mollugo			+	1	+			+	+
G. verum				r		+	+	r	

<sup>1)</sup> Struik- en kruidlaag samengevoegd./Shrub- and herb-layer joined.

<sup>2)</sup> Calamagrostis en Urtica tot in struiklaag./Calamagrostis and Urtica reaching into shrub-layer.



TAB. 11. Vervolg/Continued

Gemeenschap/Community Nummer/Number of record	Sonchus-variant			Phleum-variant			Hippophaë Calamagrostis-soc.		
	1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>Senecio jacobaea</i> (*var. <i>jacobaea</i> )				+	+			2*	+
<i>Poa pratensis</i>		r				+			+
<i>Stellaria media</i> (*subsp. <i>pallida</i> )			1*		r			1	
<i>Cirsium vulgare</i>					+		+		
<i>Helictotrichon pubescens</i>					r				+
<i>Hypnum cupressiforme</i>					1	4		+	+
<i>Bryum</i> sp.				r		+			

Addenda: No. 3 *Bromus sterilis* +. No. 4 *Taraxacum agaurum* +, *Picris hieracioides* r. No. 5 *Erophila verna* +, *Ononis repens* +, *Silene nutans* +, *Thymus pulegioides* r. No. 6 *Geranium molle* +, *Taraxacum* sp. +, *Veronica arvensis* +, *Polypodium vulgare* r, *Brachythecium albicans* +, *Camptothecium lutescens* +, *Ceratodon purpureus* 2, *Ditrichum flexicaule* r, *Cladonia pyxidata* r, *C. sylvatica* +, *Peltigera* sp. +. No. 7 *Crataegus monogyna* +, *Alopecurus pratensis* +. No. 8 *Cardamine hirsuta* +, *Lophocolea bidentata* +. No. 9 *Vicia lathyroides* +.

(1) De variant met *Sonchus arvensis* wordt voorafgegaan door de *Elymus-Ammophila*-ass. en beperkt zich tot een smalle zone in en achter de zeereep (BOERBOOM 1957b). Hoewel therofyten (*Cerastium tetrandrum*, *Phleum arenarium*, *Myosotis hispida*) zich onder daartoe gunstige omstandigheden kunnen vestigen, laten zij als regel verstek gaan in verband met de nog vrij krachtige overstuiving waaraan dit duindoornstruweel onderworpen is. Terrestrische cryptogamen ontbreken. Bij voldoende beschutting tegen de zeewind (terreininzinkingen) leidt de successie tot de *Hippophaë-Sambucus*-ass.. Op weinig beschutte plaatsen in de zeereep vormt deze variant een stationaire vegetatie.

(2) De variant met *Phleum arenarium* ontwikkelt zich uit de *Erodium-Phleum*-ass., in enkele gevallen wellicht uit de *Elymus-Ammophila*-ass. (echter niet in de zeereep). In de initiaalstadia overheersen therofyten en cryptogamen in de kruidlaag. Deze nemen allengs in betekenis af, wanneer enige hoger opgroeiende soorten naast de duindoorn de overhand krijgen: *Senecio jacobaea*, *Cynoglossum officinale*, *Ammophila arenaria*, *Festuca rubra*, *Rubus caesius* en *Calamagrostis epigejos*. Overgangen naar de *Hippophaë-Calamagrostis*-sociatie (zie hieronder) treft men veelvuldig aan. De variant ontbreekt in de zeereep, is in de hierbij aansluitende zone (tot ca. 300 m uit de duinvoet) en in sommige nabij de binnenduinstrand gelegen delen (Oude Rijs) weinig algemeen, maar treedt elders in het gebied zeer regelmatig op. De successie kan voeren tot: (a) de *Ligustrum vulgare*-sociatie, voornamelijk op noordhellingen in de voorduinen; (b) de *Polypodium-Salix repens*-ass., eveneens overwegend op noordhellingen, maar niet in de zone tot ca. 300 m uit de duinvoet; (c) de *Hippophaë-Ligustrum*-ass., vooral in de valleien der middenduinen. Op zuid- en westhellingen vormt deze variant vaak het (voorlopige) eindstadium in de successie.

(3) *Hippophaë-Calamagrostis epigejos*-sociatie. De duindoorn vertoont hier veelal een krachtiger groei en dichtere stand dan in de vorige variant. De begroeiing ontstaat uit de *Phleum*-variant (op zwak geaccidenteerd terrein) of rechtstreeks uit de *Taraxacum-Galium*- of de *Festuca-Galium*-ass. (valleien). De successie verloopt als bij de vorige variant.

Lokaal kunnen deze struwelen zich gedurende geruime tijd als zodanig handhaven, doordat het ter plaatse heersende milieu het opslaan van andere, con-

currentiekrachtiger heesters in de weg staat. Uiteindelijk zal het pionierstruweel zich echter alleen in stand kunnen houden wanneer de duindoorn tevens in staat is zich te verjongen. Dit is het geval wanneer in de zeereep het struweel – te weinig beschut om zich tot *Hippophaë-Sambucus*-ass. te ontwikkelen – onderworpen blijft aan een matige overstuiving. Een ander voorbeeld doet zich voor op zuidhellingen waar door watererosie, betreding of graverij de kwetsbare bodembedekking aangetast wordt en opnieuw kalkrijker zand aan de oppervlakte wordt gebracht.<sup>1)</sup>

Elders kan men veelvuldig waarnemen hoe oude duindoornstronken overgroeid raken door verschillende grassen, dauwbraam en lianen, terwijl *Cirsium arvense*, *Urtica dioica* en, in enkele gevallen, *Valeriana officinalis* postvatten c.q. zich uitbreiden. Op niet zeer steile zuidhellingen ontstaan gesloten begroeiingen van *Festuca rubra*, *Rubus caesius* en – slingerend om de weinig vitale of afgestorven duindoorntakken – *Solanum dulcamara*. Eénmaal werd waargenomen dat *Polygonum dumetorum* een oud duindoornstruweel over ettelijke tientallen vierkante meters overdekte. In de valleien kan de *Hippophaë-Calamagrostis*-sociatie tenslotte in een dichte *Calamagrostis*-mat overgaan, waarin hier en daar opvallend krachtige en door bloemen overdekte kamperfoeliehorsten de plaatsen van vroegere duindoorns markeren.

Een analoge ontwikkeling ziet men op de zeewaartse helling van de oude zeereep, die tussen de strandpalen 94 en 96 achter de recent gevormde zeereep aansluit. Het duindoorngewas dat hier – waarschijnlijk na de vorming van de jongste strandwal – tot ontwikkeling kwam (SCHIERBEEK 1925), heeft plaats moeten maken voor een dichte *Ammophila arenaria*-*Festuca rubra*-*Rubus caesius*-begroeiing, waarin de oude duindoorns, deels kwijnend, deels afgestorven, worden teruggevonden. *Sonchus arvensis* en *Hieracium umbellatum* vinden er optimale groeivoorwaarden, waardoor de vegetatie herinnert aan de *Festuca*-subass. der *Elymus-Ammophila*-ass. (regressie). De successiëneiging tot *Hippophaë-Sambucus*-ass. openbaart zich daarnaast in de verspreide opslag van vlier en liguster. Door de nog vrijwel ongebroken kracht van de zeewind verheffen deze heesters zich niet boven de overige begroeiing.

In 1925 werd de vegetatie in een 50 m breed transect in detail gekarteerd (SCHIERBEEK l.c., BOERBOOM & VAN DER WERF in voorbereiding). Enige vlieren, destijds reeds op de zeewaartse helling van deze duinreeks aanwezig, werden in 1958 teruggevonden en bleken toen niet meer dan 30–50 cm hoog!

Opmerkelijk is de zo zeer uiteenlopende hoogteontwikkeling welke de duindoorn in de verschillende vegetaties bereikt. Het laagste blijft hij in de relatief kalkarme zone nabij de binnenduintrand: 30–50 cm. Ook in de zeereep (*Sonchus*-variant) blijft de duindoorn soms klein. Bij betere beschutting kan de soort hier evenwel tot een 100 à 150 cm hoge struik opgroeien (*Hippophaë-Sambucus*-ass.). In midden- en voorduinen meet de duindoorn op zuidhellingen ca. 50–90 cm (*Phleum*-variant), op tegen de wind beschutte plaatsen 80–150 cm (sociatie met *Calamagrostis* en overgangsstadia naar de *Hippophaë-Ligustrum*-ass.). In de *Hippophaë-Ligustrum*-ass. worden in enkele gevallen bijzonder krachtige duindoorns tot 2,5 m hoog aangetroffen.

#### b. Regionale verbreiding

*Hippophaë rhamnoides* subsp. *maritima* is in vele N.W.- en W.-europese kust-

<sup>1)</sup> De duindoorn verdraagt nl. zowel een matige overstuiving (mits niet te oud) als een geringe uitstuiving. Volgens MASSART (1908) is de soort niet bestand tegen een sterke overstuiving.

gebieden een min of meer algemene verschijning. Meestal neemt de soort deel aan armsoortige struikformaties of vormt sociaties.

Haar oorspronkelijke aanwezigheid in duingebieden langs de Pommerse Oostzeekust is wel betwijfeld (GRAEBNER in SOLGER e.a. 1910, PREUSS 1912). Zij kan zich hier associëren met *Salix daphnoides* (WARMING & GRAEBNER 1918). Algemeen komt de duindoorn voor langs de Botnische Golf (HULTÉN 1950). Ondoordringbare struwelen met een weelderige ondergroei van *Filipendula ulmaria* worden door PALMGREN (1912) voor Åland vermeld. In Denemarken vindt men duindoornstruwelen (*Sonchus*-variant) in en achter jonge duinreeksen op N.W.-Jutland (WARMING 1891, BOERBOOM in BARKMAN e.a. 1956).

*Hippophaë* ontbreekt op de Noordfriese eilanden en op de meest O. der Oostfriese eilanden (ABROMEIT 1900, HANSEN 1901, REINKE 1909). Op de overige Duitse Waddeneilanden heeft de duindoorn zich in historische tijd sterk uitgebreid, hetgeen ook van de Nederlandse Waddeneilanden bekend is (HOLKEMA 1870, WESTHOFF 1947 msc.). Volgens BUCHENAU (1889) is op Juist en Borkum, waar dichte duindoornstruwelen reeds in zijn tijd grote delen bedekten, in de achttiende eeuw veel uitgezaaid en hij vraagt zich af of de duindoorn er inheems is. Het veelal kortstondige bestaan van de duindoorn op de Duitse en Nederlandse Waddeneilanden hangt samen met de geringe bufferwaarde van de bodem (BUCHENAU: „Die Insulaner sagen: der Sanddorn lebt nur 7 Jahre”; WESTHOFF geeft voor Terschelling onder normale omstandigheden hoogstens 10 jaar op). Op zeer kalkarm zand ontstaat na afsterven van de duindoorn een *Polypodium-Empetrum*-ass. (noordhellingen) of een *Viola-Corynephorus*-ass. (WESTHOFF 1947). Op Texel vestigen zich daarentegen o.m. *Rosa pimpinellifolia*, *Rubus caesius* en uiteindelijk *Sambucus nigra* (ontwikkeling tot *Hippophaë-Sambucus*-ass.; DEN HARTOG 1951). Kernmerkend voor de duindoornstruwelen der Waddeneilanden zijn *Solanum dulcamara* en *Senecio sylvaticus*.

In de kalkarmste delen van het Waddendistrict beperkt de duindoorn zich tot een smalle zone die nauw bij de zeereep aansluit. In het Duindistrict is de soort vaak het meest abundant in dezelfde zone, maar ook daarbuiten is zij algemeen. Slechts op de verst van zee gelegen duinrug kan zij ontbreken (Bergen, BIJHOUWER 1926) of minder algemeen worden (Waalsdorp). Bij Bloemendaal worden grote valleien op 600-2200 m uit de duinvoet ingenomen door duindoornstruwelen met een ondergroei van *Calamagrostis epigejos*. Verder landinwaarts bereikt de duindoorn daar een grotere hoogte (meer dan 1 m) en mengen zich *Berberidion*-elementen in het struweel (ontwikkeling tot *Hippophaë-Ligustrum*-ass.; DOING KRAFT 1957b, 1958).

In het struweel- en bosarme duin tussen Noordwijk en Katwijk treden duindoornsociaties minder veelvuldig op.

Op Voorne vertoont *Hippophaë* een zeer weelderige groei, waarschijnlijk verband houdend met de krachtige kustaanwas (zeer jonge duinen op relatief reeds grote afstand tot de duinvoet). De successie leidt daardoor snel tot *Hippophaë-Sambucus*- en *Hippophaë-Ligustrum*-ass. (DE LEEUW 1934, MELTZER 1941, WESTHOFF 1953). Duindoornstruwelen, vaak met min of meer talrijke soorten van de *Elymus-Ammophila*-ass., worden voorts vermeld van: De Beer (WESTHOFF 1951b), Goeree (WEEVERS 1940), Walcheren en Cadzand (DE LEEUW 1930-'37) en het Zwin (MÖRZER BRUIJS e.a. 1953).

In de Z.W.-belgische en N.-franse duinstreek zijn duindoornbegroeiingen zeer algemeen, zowel in hygro- als xeroserie (MASSART 1908, DUVIGNEAUD 1947). HOCQUETTE (1927) beschrijft facies als successiestadia van een *Ammophiletum* en

van de „*Tortula ruraliformis-Galium verum* var. *maritimum*-ass.” Degeneratie van de kruidlaag zou tot nieuwe verstuingen leiden. Echter kan in de valleien *Calamagrostis epigejos* in de kruidlaag domineren. LAMBINON (1956) noemt duindoornstruwelen als eindstadia op de hellingen nabij zee (*Sonchus*-variant).

In Groot-Britannië is *Hippophaë* minder algemeen. Het meest wordt de soort aangetroffen langs de Engelse oostkust (Norfolk). In het N. en W. zou de duindoorn waarschijnlijk ingevoerd zijn (SALISBURY 1952). Hoewel de duindoorn ook in Ierland niet geheel ontbreekt, speelt deze heester in de duinvegetatie geen rol (BRAUN-BLANQUET & TÜXEN 1952).

Uitgestrekte duindoornstruwelen worden tenslotte door ADAMOVIČ (1909) voor de duinen langs de kust van de Dobrudscha beschreven.

De *Hippophaë rhamnoides* die in Midden-Europa op alluviale grindbanken en berghellingen optreedt, werd door VAN SOEST (1952) als subsp. *fluviatilis* beschreven.

De grote verschillen in hoogteontwikkeling, die de duindoorn in de Wasse-naarse duinen ten toon spreidt, worden regionaal in nog sterkere mate waargenomen. Edafische factoren blijken veelal doorslaggevend. Binnen Europa schijnen de meest forse exemplaren op de Åland-eilanden gevonden te worden. *Hippophaë* kan hier op kleiige stranden tot een kleine boom van 5–6 m hoog uitgroeien en een stamdiameter van 30 cm bereiken. De soort wordt er in doorsnee 30 à 40 en maximaal 80 jaar oud (PALMGREN 1912. Cf. p. 70).

## 15. POLYPODIUM VULGARE-SALIX REPENS SUBSP. ARENARIA-ASS.

### a. Floristische samenstelling en successie

*Salix repens* is voor haar verbreiding binnen de xerosie aangewezen op vegetatieve vermeerdering.<sup>1)</sup> Hierdoor vormt de soort steeds min of meer grote groepen, die zich onder daartoe gunstige omstandigheden concentrisch uitbreiden. In valleien kunnen daardoor scherp omgrensde vrijwel ronde „eilanden” van kruipwilg ontstaan.

Kruipwilgbegroeiingen kunnen zich ontwikkelen uit de *Erodium-Phleum*-ass., de *Viola-Corynephorus*-ass., de *Festuca-Galium*-ass., de *Anthyllis-Silene*-ass. en uit de *Phleum*-variant der *Hippophaë rhamnoides*-consociatie. Aanvankelijk kunnen deze dwergstruwelen floristisch onderling sterk afwijken. Tijdens het verdere verloop van de successie heeft convergentie plaats, zodat latere stadia een grote mate van overeenkomst vertonen en de verschillende ontwikkelingslijnen uitmonden in de *Polypodium-Salix repens*-ass. – afgezien van het geval dat de kruipwilg inmiddels reeds weer door andere heesters (liguster, meidoorn) verdrongen werd.

Ter illustratie zij hier de successie beschreven van de *Taraxacum-Galium*-ass. tot de *Polypodium-Salix repens*-ass..

<sup>1)</sup> Hetzelfde schijnt het geval te zijn in de Engelse duinen. PEARSALL (1934) beschrijft relatief oude, geheel door *Salix repens* bedekte duinen van Lancashire, waar de soort zich uitsluitend van de vochtige valleien uit ontwikkelde. TANSLEY (1949) verklaart het voorkomen van kruipwilgbulten in stuivend zand door aan te nemen, dat vestiging van kruipwilg in vochtige duinpannen steeds aan de verstuing is vooraf gegaan. Langs de Belgische kust daarentegen kiemt *Salix repens* volgens MASSART (1908) „dans des conditions favorables” in een *Viola-Corynephorus*-ass.. HOCQUETTE (1927) meldt het ontkiemen van kruipwilg in de „*Tortula ruraliformis-Galium verum* var. *maritimum*-ass.”.

Het binnendringen van *Salix repens* in de dichte grasmat der *Taraxacum-Galium*-ass. leidt in eerste instantie tot een vitaliteitsvermindering van vele graslandplanten, zoals *Festuca ovina*, *Luzula campestris*, *Hieracium pilosella*, *Polygala vulgaris*, *Viola rupestris* en *Thymus pulegioides*. Enige forsere kruiden met geringere lichtbehoefte, niet algemeen maar evenmin zeldzaam in de *Taraxacum-Galium*-ass., vinden daarentegen optimale groeivoorwaarden, komen tot rijkere bloei en breiden zich soms enigermate uit: *Picris hieracioides*, *Silene nutans*, *Carlina vulgaris*, *Gentiana cruciata*. Doordat zich hier tevens *Daucus carota* en *Pimpinella saxifraga* bij kunnen voegen treedt de verwantschap van deze *Salix repens*-sociatie met de *Anthyllis-Silene*-ass. duidelijk aan de dag. De rol van de genoemde soorten blijft echter in kwantitatieve zin beperkt. Bij toenemende sluiting en hoogteontwikkeling van de kruipwilg worden echter ook deze soorten gaandeweg verdrongen. Slechts *Rubus caesius*, *Festuca rubra* en *Calamagrostis epigejos* kunnen zich in de bovenste vegetatielaag handhaven. Onder de kruipwilg treft men de laatste relictten van de *Taraxacum-Galium*-ass. in min of meer geëtioloerde toestand aan. Inmiddels kunnen andere soorten in deze lage kruidlaag hun intrede gedaan hebben: *Fragaria vesca*, *Pyrola rotundifolia* (minder algemeen) en *Antennaria dioica* (vrij zeldzaam en speciaal in de overgangsfase met niet geheel gesloten struweel). In de moslaag zijn *Hypnum cupressiforme* en eventuele lichenen verdrongen door *Pseudoscleropodium purum*, *Lophocolea bidentata*, *Eurhynchium stokesii* en *Brachythecium rutabulum*. De *Polypodium-Salix repens*-ass. heeft hiermee bezit genomen van het terrein.

De associatie is optimaal ontwikkeld op noordhellingen, waar zij voortkomt uit de *Anthyllis-Silene*-ass. of de *Hippophaë*-consociatie. *Polypodium vulgare*, *Polygonatum odoratum* en eventueel *Ammophila arenaria* (niet bloeiend) gaan uit de voorafgegane gemeenschap in de kruipwilgsociatie over en vormen daarin naast *Fragaria vesca* en *Pyrola rotundifolia* karakteristieke elementen. *Pyrola* is lokaal kensoort, evenals wellicht het zeer zeldzame varentje *Botrychium lunaria* en het mos *Hylocomium splendens*.

Opslag van andere houtige gewassen (liguster, meidoorn, rozen) wordt veelvuldig in initiaalstadia zowel als in goed ontwikkelde *Polypodium-Salix repens*-

TAB. 12. *Polypodium vulgare*-*Salix repens* subsp. *arenaria*-ass.

Fase/Phase	initiaal/initial <sup>1)</sup>				optimaal/ optimum		overstoven/ blown over	
Nummer/Number of record	1	2	3	4	5	6	7	8
Jaar/Year	58	56	56	56	57	59	58	58
Maand/Month	10	6	6	7	10	6	10	10
Vindplaats/Locality {	19	17	8	27	5	14	24	24
	91 <sup>a</sup>	93 <sup>a</sup>	94 <sup>a</sup>	93 <sup>a</sup>	96 <sup>a</sup>	92 <sup>a</sup>	95 <sup>a</sup>	95 <sup>a</sup>
Expositie/Aspect	0	-	-	N	NW	NO	-	-
Helling in °/Slope in °	5	-	-	35	15	20	-	-
Oppervlakte in m²/Area in sq.ms.	12	30	20	75	12	15	5	8
Soortental/Number of species	25	27	31	53	26	22	10	7
Hoogte in m/Height in ms.	0.4	0.4	0.3	0.9 <sup>1)</sup>	0.6	0.7	0.5	0.3
Bedekking in %/Cover in %	100	100	100	100	100	100	60	80
a · <i>Pyrola rotundifolia</i>				2	2	2		
a? · <i>Botrychium lunaria</i>				1				
a? · <i>Hylocomium splendens</i>				+		2		
· <i>Salix repens</i>	5 <sup>a)</sup>	5	5	4	4	5	3	4
· <i>Rubus caesius</i>	+		1	4	2	3	+	
· <i>Vicia lathyroides</i>	+	+	+	+	+			
· <i>Fragaria vesca</i>				2	+	2		
· <i>Polypodium vulgare</i>				+	1	2		

<sup>1)</sup> Ontstaan uit/Developed from: *Viola-Corynephorus*-ass. (1), *Taraxacum-Galium*-ass. (2/3) & *Anthyllis-Silene*-ass. (4).

<sup>2)</sup> *Crataegus*, *Ligustrum* & *Quercus* -1.7 m.

<sup>3)</sup> Hoogte/Height 0.1 m.

TAB. 12. Vervolg/Continued

Fase/Phase Nummer/Number of record	initiaal/initial <sup>1)</sup>				optimaal/ optimum		overstoven/ blown over	
	1	2	3	4	5	6	7	8
•Polygonatum odoratum				+		+		
•Pseudoscleropodium purum	+	2	2	2		1		
Koeleria albenscens	1	+	+	+				
Luzula campestris	+	1	+	+				
Veronica officinalis	+	r	r	+				
Galium verum	1	+	+	+	+			+
Taraxacum sp. div.	+	+	+	+				
T. rubicundum		+	r	+				
Carlina vulgaris		r	+	+				
Hieracium pilosella	1	r <sup>o</sup>	+	+				
Festuca ovina		+	4 <sup>o</sup>	+				
Thymus pulegioides		r <sup>o</sup>	r <sup>o</sup>	+	+			
Lotus corniculatus		+	+	1	+			
Achillea millefolium			+	+				
Cerastium arvense		1 <sup>o</sup>	+					
Gentiana cruciata			r	2				
Viola hirta		+	1					
Cladonia furcata	2		r?	+				
Calamagrostis epigejos	1	2	2	1	1	2		
Helictotrichon pubescens		2	+	1	1	2		
Galium mollugo			+	+	+			
Ammophila arenaria					+		1 fr	1 fr
Carex arenaria					r	+	1 !	2 !
Festuca rubra	2	+		+	+		2	2
Ligustrum vulgare			+		+	+		
Crataegus monogyna		r	r	+				
Lonicera periclymenum			+	+	+			
Hippophaë rhamnoides			+	+				
Poa pratensis	+	+		2	2	1	+	
Leontodon nudicaulis	2						r	+
Ononis repens			+		+	+		
Senecio jacobaea	r	r						+
Cerastium holosteoides				+		+		
Hieracium umbellatum	+						+	
Picris hieracioides					+	+		
Silene nutans	r				r			
Hypnum cupressiforme	1	+	+		+		+	
Brachythecium rutabulum				+	+	+		
Dicranum scoparium	+	r		+				
Mnium affine			+	2				
Lophocolea heterophylla				+		+		

Addenda: No. 1 Cynoglossum officinale r, Epipactis helleborine r, Ceratodon purpureus 1, Cladonia sylvatica +, Peltigera canina r. No. 2 Asparagus officinalis var. prostratus r, Veronica chamaedrys r. No. 3 Carex flacca r, Plantago lanceolata r. No. 4 Hypericum perforatum 2, Agrimonia eupatoria 1, Polygala vulgaris +, Quercus robur +, Satureja acinos +, Sedum acre +, Viola riviniana +, Betula pubescens r, Erigeron acer r, Rosa canina r, Bryum capillare +, Campothecium lutescens +, Rhytidadelphus triquetrus +, Tortella flavovirens +, Tortula subulata +, Cladonia pyxidata +, C. rangiformis +. No. 5 Asparagus officinalis +, Eurhynchium stokesii +. No. 6 Valeriana officinalis +, Linaria vulgaris +<sup>o</sup>, Listera ovata r. No. 7 Corynephorus canescens +.

<sup>1)</sup> Taraxacum obliquum & T. taeniatum.

<sup>2)</sup> Waaronder/Includes Taraxacum agaurum.

associaten aangetroffen. Hiermee kondigt zich de *Hippophaë-Ligustrum*-ass. aan, waartoe de kruipwilg-begroeiingen zich in ieder stadium kunnen ontwikkelen.

De successie uit de *Festuca-Galium*-ass. en de *Viola-Corynephorus*-ass. verloopt in hoofdzaak analoog aan de hierboven beschreven ontwikkeling. Ook thans een verdringing der laag blijvende soorten met grootste lichtbehoefte en een zich handhaven van enige forse soorten: *Calamagrostis epigejos*, *Festuca rubra*, *Senecio jacobaea*. Wanneer de kruipwilg een losse stand behoudt of wanneer deze ontwikkeld is in de kleinbladige en laagblijvende vorm, waarin hij regelmatig in het achterduin wordt gevonden (groeiplaatsmodificatie?), kunnen ook de kleine planten langer standhouden (tab. 12 no. 1). Naast liguster en meidoorn vindt men thans regelmatig opslag van eik en kardinaalsmuts. De successie kan zowel tot de *Hippophaë-Ligustrum*-ass. als tot de *Convallaria-Quercus robur*-ass. leiden (zie 18 resp. 19).

Kruipwilgbegroeiingen bieden een grote weerstand tegen verstuiwing. Het is vaak het krachtige wortelgestel van de kruipwilg dat bij een uitstuiven van de vegetatie het langst stand houdt. Beter nog wordt overstuiven verdragen. De zo karakteristieke alleen uit kruipwilg bestaande bulten in stuivend duin, die van andere duingebieden bekend zijn (zie onder c), worden in de Wassenaarse duinen echter niet aangetroffen. Dit kan in verband gebracht worden met het algehele ontbreken van *Salix repens* in de meest nabij zee gelegen duinstrook – het gebied waarbinnen de sterkste verstuiwing optreedt (vgl. BRANDHORST 1930, BOERBOOM 1957 b). Maar ook op de weinige plaatsen elders in het terrein, waar de verstuiwing krachtig genoeg is om tot het ontstaan van een *Ammophiletum* aanleiding te geven, ontbreken dergelijke kruipwilgbulten. Hoewel men waarneemt dat *Salix repens* zich (met enige andere soorten) handhaaft, vindt de soort in dit milieu geen optimale groeivoorwaarden – zoals b.v. de aanvankelijk slechts „latent” aanwezige *Ammophila arenaria*. De aan overstuiving onderhevige kruipwilgbegroeiingen onderscheiden zich door een betrekkelijke soortenarmoe, maar een krachtige groei en rijke bloei van *Ammophila arenaria*, *Festuca rubra* var. *arenaria* en *Carex arenaria* (tab. 12 no. 7 en 8).

#### b. Synsystematiek

Door BRAUN-BLANQUET & DE LEEUW (1936) werd het „*Hippophaëto-Salicetum arenariae*” tot het *Quercion robori-petraeae* – en dus tot de *Quercetea r.-p.* – gerekend wegens het voorkomen der zg. verbondskensoorten *Hieracium umbellatum*, *Polypodium vulgare*, *Veronica officinalis* en *Lonicera periclymenum*. Deze indeling werd o.m. door TÜXEN (1937) en WESTHOFF e.a. (1942, 1946) overgenomen.

De opstelling van de orde der *Prunetalia spinosae* binnen de *Querco-Fagetea* bracht TÜXEN (1952) er evenwel toe de kruipwilgstruwelen der Oostfrieze Waddeneilanden, ten onrechte met het soortenrijke struweel der kalkrijke duinen tot *Salicion arenariae* samengevat (zie III, inleiding), bij de *Prunetalia* onder te brengen. Het merendeel der Nederlandse vegetatiekundigen, waaronder schrijver dezes, staat afwijzend tegenover deze indeling. Wel kan een verbond *Salicion arenariae* aanvaard worden, doch dit zou slechts dwergstruwelen van overwegend *Salix repens* subsp. *arenaria* moeten omvatten (*Polypodium vulgare*-*Salix repens*-ass., *Thalictrum minus*-*Salix repens*-ass. Tx. 37 (prov.) en misschien *Pyrola rotundifolia*-*Salix repens*-ass., syn. *Pyroleto-Salicetum* (Meltzer 41) Westhoff 47).

De plaats van het *Salicion arenariae* in het systeem der plantengemeenschappen dient daarbij nader onder ogen te worden gezien. DOING (mond. med.) suggereerde een aansluiting bij de overige (boreaal-) atlantische dwergstruikgemeenschappen (*Calluno-Ulicetalia*).

### c. Verbreiding

*Salix repens* ontbreekt in de zeereep en treedt in de hierop aansluitende zone gerekend tot op een afstand van 300 m uit de duinvoet slechts sporadisch op. Elders vormt de kruipwilg veelvuldig dwergstruwelen. De *Polypodium-Salix repens*-ass. wordt voornamelijk op noordhellingen en in valleien aangetroffen.

Regionaal zijn kruipwilgstruwelen van de kusten van het continent bekend N.O.-waarts tot de Oostzeestaten, Zweden en Zuid-Noorwegen, Z.W.-waarts tot Noord-Frankrijk. Voor Groot-Britannië worden zij van vele duingebieden langs de Westkust opgegeven (DARBISHIRE 1924, PEARSALE 1934, TANSLEY 1949). In Ierland daarentegen treden zij slechts sporadisch op (BRAUN-BLANQUET & TÜXEN 1952).

De grote oecologische amplitude van de soort, waarop elders gewezen werd, en de daarmee samenhangende uiteenlopende samenstelling der verschillende facies manifesteert zich vrijwel in dit gehele areaal. In de xeroserie ontwikkelt het kruipwilgstruweel zich in het algemeen uit de *Erodium-Phleum*-ass. en de *Viola Corynephorus*-ass. of daarmee vicariërende gemeenschappen. Als zandbinder in stuivend duin vindt men de kruipwilg genoemd voor het Oostzeegebied (PREUSS 1912, REGEL 1928, STEFFEN 1931), Denemarken, de Nederlandse Waddeneilanden (WESTHOFF 1947), België en Noord-Frankrijk (MASSART 1908, HOCQUETTE 1927) en Engeland (TANSLEY 1911, 1949, DARBISHIRE l.c.). De *Polypodium-Salix repens*-ass. heeft een beperkter areaal en wordt aangetroffen op de Oostfriese eilanden (TÜXEN 1937, 1955 a en b, 1956) en langs de Nederlandse kust (BRAUN-BLANQUET & DE LEEUW 1936, WEEVERS 1940, WESTHOFF e.a. 1942, 1946, WESTHOFF 1947 – stadium met *Polypodium* en *Hippophaë* –, DOING KRAFT & VAN LEEUWEN 1955). Hoewel vermeld door LOUIS & LEBRUN (1942) schijnt de gemeenschap te ontbreken in de Belgische duinen (vgl. MASSART l.c., HOCQUETTE l.c., WESTHOFF 1947 msc., LEBRUN e.a. 1949). In Engeland komt de associatie wellicht voor: TANSLEY (1911) spreekt van *Salix repens*-struwelen in de xeroserie, waarvoor *Pyrola rotundifolia* de meest kenmerkende soort is (duinen van Lancashire).

## 16. LIGUSTRUM VULGARE-SOCIATIE

### a. Floristische samenstelling, successie en lokale verbreiding

*Ligustrum vulgare* vestigt zich als regel in gesloten, grazige vegetaties (vnl. *Taraxacum-Galium*-ass. en *Anthyllis-Silene*-ass.) of (dwerg-)struweel van *Hippophaë* of *Salix repens*. Wanneer de soort eenmaal heeft postgevat, breidt zij zich vegetatief sterk uit, waarbij zij op noordhellingen en in valleien een grotere concurrentiekracht aan de dag legt dan duindoorn en kruipwilg. Afhankelijk van enerzijds de syngeneze, anderzijds de dichtheid en hoogteontwikkeling van de liguster kan men soorten als *Daucus carota*, *Galium mollugo*, *Polypodium vulgare*, *Helictotrichon pubescens* en *Calamagrostis epigejos* nog min of meer regelmatig aantreffen. In het gesloten en reeds enigermate opgaande ligusterstruweel kunnen echter slechts weinig elementen van de voorafgegangene begroeiing zich handhaven. Hier zijn het slechts enige klim- of slingerplanten, die hun blad voldoende



in het licht kunnen brengen om naast de liguster voort te bestaan; de bodem onder de struiken blijft volkomen kaal. Een voorbeeld van de extreem soorten-arme vegetaties die hierbij kunnen ontstaan vormt tab. 13 no. 5 (4 soorten op 25 m<sup>2</sup>!).

TAB. 13. *Ligustrum vulgare*-soc.

Nummer/Number of record	1	2	3	4	5
Jaar/Year	55	57	57	57	57
Maand/Month	8	10	6	6	6
Vindplaats/Locality {	2	5	3	6	2
	94 <sup>a</sup>	96 <sup>a</sup>	95 <sup>2</sup>	95 <sup>a</sup>	95 <sup>2</sup>
Expositie/Aspect	N	NW	N	N	—
Helling in °/Slope in °	20	20	20	25	—
Oppervlakte in m <sup>2</sup> /Area in sq.ms.	35	3	12	10	25
Soortental/Number of species	27	13	17	8	4
Hoogte in m/Height in ms.	0.5	0.6	1.8	0.7	1.2
Bedekking in %/Cover in %	100	100	100	100	100
<i>Ligustrum vulgare</i>	5	5	5	5	5
<i>Lonicera periclymenum</i>	+	1	2		1
<i>Solanum dulcamara</i>			+	+	
<i>Rubus caesius</i>	5	1	+	+	+
<i>Salix repens</i>		1 <sup>o</sup>	+	1	
<i>Poa pratensis</i>	2	+	1	+ <sup>o</sup>	
<i>Calamagrostis epigejos</i>	1		+	+	
<i>Polypodium vulgare</i>	2	1	+		
<i>Galium mollugo</i>	+	+	+		
<i>Daucus carota</i>	+			r <sup>o</sup>	
<i>Festuca rubra</i>	+	+			
<i>Helictotrichon pubescens</i>	+	+			
<i>Pyrola rotundifolia</i>		2			
<i>Fragaria vesca</i>		+			
<i>Polygonatum odoratum</i>	+				
<i>Koeleria albescens</i>	+				
<i>Lotus corniculatus</i>	+				
<i>Picris hieracioides</i>	+				
<i>Silene nutans</i>	+				

Addenda: No. 1 *Rosa canina* +, *Agropyron littorale* +, *Sonchus arvensis* 1, *Rhinanthus major* +, *Senecio jacobaea* +, *Arabis hirsuta* r, *Cerastium holosteoides* r, *Ononis repens* r, *Plantago lanceolata* r, *Galium verum* r<sup>o</sup>, *Luzula campestris* r<sup>o</sup>, *Brachythecium rutabulum* +. No. 2 *Ammophila arenaria* +, *Carex arenaria* r. No. 3 *Crataegus monogyna* +, *Rosa dumetorum* +, *Sambucus nigra* +, *Hippophaë rhamnoides* +, *Stellaria media* subsp. *pallida* 2, *Cirsium vulgare* +, *Lathyrus pratensis* +, *Valeriana officinalis* +. No. 4 *Agropyron repens* +. No. 5 *Galium aparine* +.

Vooral in een achter de zeereep aansluitende gordel ontstaan ten gevolge van de weinig beschutte ligging nabij de zee bijzonder dichte, door de wind geschoren ligusterbegroeiingen, die zich naar vorm en hoogte volledig bij het terreinoppervlak aanpassen en gehele noordhellingen bedekken. Aangezien andere struwelen in deze zone bovendien weinig algemeen zijn, vormen de ligustersociaties een markant element in het landschap (BOERBOOM 1957 b: ligusterzone). Gedurende de laatste decennia hebben deze begroeiingen zich sterk uitgebreid. Boven de ligusterlenzen verheffen zich — wanneer deze heester althans laag blijft — slechts de relatief korte tijd levende halmen van sommige grassen (*Calamagrostis*, *Helictotrichon*, *Festuca rubra*). Opslag van andere heesters ontbreekt; de ligustersociatie vormt op deze noordhellingen een stationaire gemeenschap.

Elders kan men vrij geregeld opslag aantreffen: op beschutte plaatsen der ligusterzone (duinkommen) vlier, meer landinwaarts op noordhellingen zowel als in valleien meidoorn, roos, eik e.a.. Afhankelijk van de plaats in het terrein ontwikkelt de sociatie zich tot de *Hippophaë-Sambucus*-ass., de *Hippophaë-Ligustrum*-ass. of wellicht de *Convallaria-Quercus*-ass.. Bij de successie tot één der beide eerste gemeenschappen gaat de liguster vaak in een opgaande vorm in het meersoortige struweel op.

Bij de ligustersociatie kan men, evenals bij de duindoornsociatie, soms waarnemen dat de soort door hoge ouderdom plaatselijk afsterft, zonder dat dit gepaard gaat met vestiging van andere houtige gewassen, eventueel afgezien van lianen. In een anno 1925 als gesloten ligusterbegroeiing gekarteerde vegetatie (SCHIERBEEK 1925) bleek in 1958 de liguster in hoofdzaak afgestorven. Klimplanten overdeken de dode takken en nitrofielen hadden hiertussen en hieronder bezit van de opengevallen ruimte genomen (tab. 14).

TAB. 14. *Ligustrum vulgare*-soc. degeneratiestadium/phase of degeneration

Juni/June 1956. Vindplaats/Locality 1.0-94<sup>3</sup>. Expositie/Aspect ZO. Helling/Slope 10°. Oppervlakte/Area 4 m<sup>2</sup>. Soortental/Number of species 9 (11). Hoogte/Height 1.0 m. Bedekking/Cover 95%.

<i>Ligustrum vulgare</i>	20
<i>Solanum dulcamara</i>	3
<i>Lonicera periclymenum</i>	1
<i>Rubus caesius</i>	2
<i>Calamagrostis epigejos</i>	1
<i>Poa pratensis</i>	+
<i>Urtica dioica</i>	4
<i>Geranium robertianum</i>	+
<i>Linaria vulgaris</i>	+
<i>Bromus sterilis</i>	(+)
<i>Galium aparine</i>	(+)

#### b. Regionale verbreiding

De sociatie van *Ligustrum vulgare* schijnt in de hier beschreven vorm vrijwel beperkt te zijn tot het Nederlandse Duindistrict. Behalve van de Wassenaarse duinen is zij mij onder meer bekend van het Bloemendaalse gebied (zie ook DOING KRAFT 1957 b, 1958) en van Goeree.

Langs de Belgische kust is de liguster verre van algemeen. Slechts MASSART (1908) geeft een beschrijving en afbeelding van overeenkomstig door de wind geschoren ligusterstruweel.

In kalkrijke Engelse duinen is *Ligustrum vulgare* een vrij regelmatige verschijning (zie o.m. SALISBURY 1952). Opvallende struwelen worden voor Scolt Head Island (Norfolk) vermeld door DEIGHTON & CLAPHAM (1924).

### 17. HIPPOPHAË RHAMNOIDES-SAMBUCUS NIGRA-ASS. (ASS. NOV.)

SYN. HIPPOPHAËTO-LIGUSTRETUM ASPARAGETOSUM HIPPOPHAË-VARIANT MELTZER 41

#### a. Floristische samenstelling, successie en lokale verbreiding

Op beschutte plaatsen in en achter de zeereep kan zich een opgaand (duindoorn-liguster-)vlierstruweel uit de *Hippophaë*- of *Ligustrum*-sociatie ontwikkelen (vgl. 14a *Sonchus*-variant en 16a).

De fraaiste voorbeelden van deze gemeenschap vindt men aan de landzijde van de zeereep op 100 à 150 m uit de duinvoet. Duindoorn, vlier en liguster

nemen hier gelijkwaardige aandelen in het struweel in. Lianen zijn algemeen, vooral *Bryonia dioica* vertoont een zeer weelderige groei. Andere houtige gewassen (*Rosa*, *Crataegus*) treden daarentegen slechts sporadisch open leggen een geringe concurrentiekracht aan de dag. De kruidlaag is meestal krachtig ontwikkeld. In voorjaar en voorzomer vindt men er talrijke therofyten, zoals de facies vormende soorten *Anthriscus scandicina* en *Stellaria media* subsp. *pallida* en – minder massaal – *Cardamine hirsuta*, *Myosotis hispida*, *Cerastium semidecandrum* en *C. tetrandrum*. Later in het seizoen wordt het aspect veelal beheerst door nitrofielen: *Urtica dioica*, *Agropyron repens*, *Bromus sterilis*, *Galium aparine*. Ook *Cynoglossum officinale* vindt hier een optimaal milieu.

TAB. 15. Hippophaë rhamnoides-Sambucus nigra-ass.

Fase/Phase Nummer/Number of record	optimaal/optimum					terminaal/terminal			
	1	2	3	4	5	6	7	8	9
Jaar/Year	55	55	55	57	57	59	58	57	57
Maand/Month	7	7	7	6	6	5	6	6	6
Vindplaats/Locality {	0.4	1.3	1.4	1.5	1.5	1.2	1.0	0.3	0.3
Expositie/Aspect	94°	93°	93°	95°	96°	95°	94°	94°	94°
Helling in °/Slope in °	–	–	NO	ZO	–	–	ZO	ZO	ZO
Oppervlakte in m²/Area in sq.ms.	–	–	10	5	–	–	10	30	30
Soortental/Number of species	60	600	500	50	40	50	30	15	20
	28	29	31	16	15	15	15	11	8
Struiklaag/Shrub-layer									
Hoogte in m/Height in ms.	–2¹)	3	2	3	2	3	5	4	3
Bedekking in %/Cover in %	100¹)	90	80	90	100	100	95	100	100
·Hippophaë rhamnoides	4	3!	2!	3!	+	+²)		+²)	+²)
V ·Ligustrum vulgare		3	3	2	2	1²)		r²)	
K a ·Sambucus nigra	2	2	2	3	5	5	5	5	5
a ·Calystegia sepium								+²)	2
·Solanum dulcamara	2!		+	1!	+	+		+	1!²)
·Lonicera periclymenum			+	+	1	+		r²)	
·Bryonia dioica	+!	1!							+!²)
Kruidlaag/Herb-layer									
Hoogte in m/Height in ms.	1)	1.5	1.5	0.7	1.1	0.8	0.7	0.8	0.4
Bedekking in %/Cover in %	1)	40	60	40	90	60	90	5	3
a ·Stellaria media subsp. pallida		+!²)	+!²)	2	4	4	4		
a ·Bromus sterilis	r	+	+	2		2	+		
a ·Anthriscus scandicina						2	+		
a ·Cochlearia danica									
K ·Rubus caesius	+	2	2	1	+	+	2	+°	+
·Cynoglossum officinale	+!	1!	1!	1!	1!	+	+	+	+°
·Galium aparine	+	+			2	+	+		
·Urtica dioica		2	2		+	+	+		
·Solanum dulcamara		+				1	+	+°	+°
Cirsium vulgare	+	+	+	+	3!			+²)	
Poa pratensis	+	1	1	1	+		+	r°	
Agropyron repens		+	1	1	1				

¹) Struik- en kruidlaag samengevoegd./Shrub- and herb-layer joined.

²) Langs rand./Along border.

°) Bedekte vroeger in seizoen aanmerkelijk meer./Cover considerably larger earlier in season.

TAB. 15. Vervolg/Continued

Fase/Phase Nummer/Number of record	optimaal/optimum					terminaal/terminal			
	1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>Festuca rubra</i> (*subsp. <i>dumetorum</i> )	2*	1	+	1					
<i>Sonchus arvensis</i>	2	2	1						
<i>Calamagrostis epigejos</i>		2	1		+				
<i>Bromus mollis</i>		r	+						
<i>B. tectorum</i>		+	r						
<i>Cirsium arvense</i>		+	+						
<i>Daucus carota</i>	r		r						
<i>Elymus arenarius</i>	+		+						
<i>Galium mollugo</i>		1	+						
<i>Helictotrichon pubescens</i>		+	+						
<i>Heracleum sphondylium</i>	+		+						
<i>Picris hieracioides</i>		+	r						
<i>Senecio jacobaea</i>		+			+				
<i>Valeriana officinalis</i>	1		+						
<i>Polygonum convolvulus</i>	r			+		+			
<i>Atriplex hastata</i>	+							+	
<i>Ligustrum vulgare</i>	r						+	+	
<i>Sambucus nigra</i>						+			r

Addenda: No. 1: *Agropyron littorale* +, *Atriplex hastata* +, *Brassica* sp. r, *Cakile maritima* +, *Delphinium consolida* r, *Melandrium rubrum* +, *Polygonum persicaria* r, *Raphanus sativus* +, *Rapistrum rugosum* r, *Thlaspi arvense* r. No. 2 (Struikl./*Shrub-l.*) *Crataegus monogyna* r; *Arctium pubens* 1, *Echium vulgare* +, *Senecio vulgaris* +, *Veronica officinalis* r. No. 3 (Struikl./*Shrub-l.*) *Salix repens* +; *Achillea millefolium* +, *Dactylis glomerata* +, *Euphrasia odontites* r, *Silene nutans* +. No. 4 *Plantago lanceolata* +, *Linaria vulgaris* +. No. 5 *Cardamine hirsuta* 1. No. 7 *Claytonia perfoliata* 2, *Geranium robertianum* 2, *Lonicera periclymenum* +<sup>o</sup>. No. 9 *Bryonia dioica* +<sup>o</sup>.

Op nog geringere afstand tot de duinvoet, namelijk in de terreininzinking tussen de eerste en tweede zeereep, waar onder de struiken een niet te verwaarlozen eolische zandafzetting plaats heeft, is de gemeenschap fragmentair ontwikkeld. Liguster wordt slechts in enkele individuen aangetroffen. Duindoorn en vlier vormen er zeer dichte struwelen. Onder de duindoorn vindt men nog steeds enige relictten van de *Elymus-Ammophila*-ass.. De vlier wordt echter door de zeewind, die de toppen der struiken afscheert, tot een sterke spuitproductie geprikkeld: bezemachtig richten zich in de kroon de talrijke twijgen omhoog. Onder het dichte bladerdak is het 's zomers te donker voor deze en de meeste andere soorten. Therofyten, die elders in het voorjaar profiteren van de periode dat de struiken nog niet in blad staan, kunnen hier door het binnenstuivende zand geen vat op de bodem krijgen. De bodem onder de vlierstruiken is dan ook in hoofdzaak kaal. Men vindt er slechts, weinig abundant maar niettemin regelmatig: *Rubus caesius*, *Solanum dulcamara* en *Cynoglossum officinale*. Veel rijker is echter de randzone der vlierbosjes. Deze herinnert met haar optimale ontwikkeling van *Solanum dulcamara*, *Bryonia dioica* en *Calystegia sepium* (elders ontbrekend) en de vrij talrijke nitrofielen aan door TÜXEN (1950, 1952) beschreven „Schleiergesellschaften”, zoomgezelschappen rijk aan klim- en slingerplanten. Adventieven werden speciaal in deze randzone meer dan eens gevonden (BOERBOOM 1957 b). Ook *Heracleum sphondylium* is hier een merkwaardige maar regelmatige verschijning.

Het bijzondere milieu van de *Hippophaë-Sambucus*-ass. – hoog gehalte van de atmosfeer aan verschillende zouten, „spray” tijdens stormen, depot van excre-

menten van trekvogels, jonge bodem, eventueel eolische zandafzetting – demonstreert zich aan de floristische samenstelling van de gemeenschap, die zo sterk van die der meer landinwaarts gelegen struwelen afwijkt. Enerzijds ontbreken vele heesters en de meeste der voor de *Hippophaë-Ligustrum*-ass. kenmerkende kruiden, zoals *Viola hirta*, *Lithospermum officinale*, *Inula conyza*, *Asparagus officinalis*. Anderzijds bezit de *Hippophaë-Sambucus*-ass. talrijke nitrofielen en plaatselijk adventieven, – categorieën van soorten die in de *Hippophaë-Ligustrum*-ass. een ondergeschikte of incidentele rol spelen. Bovendien zijn de genoemde therofyten differentiërend. Lokale kensoorten zijn *Sambucus nigra*, *Anthriscus scandicina*, *Stellaria media* subsp. *pallida*, *Bromus sterilis* en (binnen de formaties van struwelen en bossen) *Cochlearia danica*; opulente soorten *Solanum dulcamara*, *Bryonia dioica* en *Cynoglossum officinale*.

Ook uit het feit dat BARKMAN (1958) een epifytenassociatie vermeldt (*Cryphaeetum arboreae*), welke zich beperkt tot de stammen van oude vlieren achter de zeereep, blijkt het speciale milieu van de duindoorn-vlier-gemeenschap.

Hoewel de duindoorn zich in de *Hippophaë-Sambucus*-ass. bijzonder krachtig ontwikkelt en de liguster tot manshoogte uitgroeit, heeft de vlier de neiging zich ten koste van beide soorten uit te breiden. Latere successiestadia zijn dan ook gekenmerkt door een dominantie van vlier. Omtrent een verdere successie of eventuele degeneratie van het zuivere vlierstruweel bestaan generlei aanwijzingen. De *Sambucus*-facies vormt in en nabij de zeereep het eindstadium in de ontwikkeling.<sup>1)</sup>

#### b. Regionale verbreiding

Het areaal van de *Hippophaë-Sambucus*-ass. omvat kustgedeelten van het continent – noordwaarts tot N.-Jutland, zuidwaarts voor zover bekend tot Normandië – en waarschijnlijk enige Engelse duingebieden. De gemeenschap vormt, waar de bodem niet zeer kalkarm is, pionierstruwelen in tegen de zeewind beschut milieu op geringe afstand tot de duinvoet.

De Deense duinen zijn arm aan struweel. Slechts zeer lokaal vormt de duindoorn dichte vegetaties, waarin naast relicten van de *Elymus-Ammophila*-ass. o.m. *Solanum dulcamara* en *Urtica dioica* optreden. Deze begroeiingen vormen de pionierstadia der *Hippophaë-Sambucus*-ass.. In het Fosdal – een ravijn in een fossiele klifkust op N.-Jutland – werd een duindoorn-vlier-struweel aangetroffen, waarin o.m. *Stellaria media* subsp. *pallida* en *Rubus caesius* optraden en dat misschien tot deze associatie gerekend moet worden (BARKMAN e.a. 1956).

Op de kalkarmste Duitse en Nederlandse Waddeneilanden ontbreekt de associatie ofwel men vindt slechts de *Hippophaë*-facies als efemeer gezelschap aan de lijzijde der zeereep. Daarentegen ontwikkelt de gemeenschap zich fraai in jonge duinvalleien der eilanden Schiermonnikoog en Texel, waar het duinzand een aanzienlijk hoger kalkgehalte heeft. Plaatselijk demonstreert zich door opslag van *Crataegus monogyna* of *Rosa rubiginosa* een successieneiging tot de *Hippophaë-Ligustrum*-ass.. In deze struwelen wordt tevens *Asparagus officinalis* aangetroffen (zie ook WESTHOFF 1947, 1954, DEN HARTOG 1951).

In het Duindistrict vindt men de *Hippophaë-Sambucus*-ass. op vele plaatsen achter de zeereep fraai ontwikkeld. Uit de talrijke beschrijvingen of vermeldingen van de gemeenschap – regionaal: JESWIET 1913, MELTZER 1941, MÖRZER

<sup>1)</sup> WEEVERS (1940) laat zich ten aanzien van het vlierstruweel in de jonge duinen op Goeree overeenkomstig uit. Ook uit andere duingebieden is mij niets gebleken omtrent een verdere ontwikkeling van het vlierstruweel van de zeereep.

BRUIJNS & WESTHOFF 1951; lokaal: DOING KRAFT 1958 (Bloemendaal), WESTHOFF 1951b (De Beer), DE LEEUW 1934 (Voorne), WEEVERS 1940 (Goeree en N.-Beveland), MÖRZER BRUIJNS e.a. 1953 (Zwin) – blijkt dat de floristische differentiatie uitermate gering is.

Langs de Belgische kust treedt vlier in deze associatie veel minder op de voorgrond dan in de Hollandse duinen. Volgens MASSART (1908) is het een vrij zeldzame soort, die bovendien in de nabij het strand gelegen duinen het bloeistadium niet bereikt. Waarschijnlijk was het milieu in de toenmaals sterk stuivende duinen ongeschikt voor een massale ontwikkeling. Ook in recenter publikaties vindt men de gemeenschap steeds terug als duindoornfacies, waarin vlier weliswaar regelmatig optreedt, maar weinig abundant is. Kenmerkend voor dit struweel zijn *Solanum dulcamara*, *Cynoglossum officinale*, *Stellaria media* en *Cochlearia danica* (HOCQUETTE 1927, DUVIGNEAUD 1947, LAMBINON 1956). Kruipwilg, in de Wassenaarse duinen volledig ontbrekend in de nabij de duinvoet gelegen gordel, wordt door deze auteurs wel voor het duindoornstruweel achter de zeereep vermeld.

DE LEEUW (1931-'37) beschrijft duindoorn-vlier-begroeiingen van de Normandische kust, die volkomen identiek zijn aan die der Hollandse duinen.

Op de Britse eilanden is het duinstruweel weinig onderzocht. Foto's (TANSLEY 1949) en enige summiere vermeldingen omtrent het voorkomen van duindoorn en vlier (TANSLEY 1911, 1949, SALISBURY 1952) maken de aanwezigheid van de *Hippophaë-Sambucus*-ass. op verschillende plaatsen langs de Engelse kust waarschijnlijk.

#### 18. HIPPOPHAË RHAMNOIDES-LIGUSTRUM VULGARE-ASS.

SYN. HIPPOPHAËTO-LIGUSTRETUM MELTZER 41 (p.p.)

##### a. Floristische samenstelling, successie en lokale verbreiding

Deze associatie komt meestal tot ontwikkeling via een (dwerg-)struweel van duindoorn, kruipwilg of – minder algemeen – liguster. Bij voorkeur op plaatsen die enigszins tegen de zeewind beschut liggen (duinpannen) of niet blootgesteld zijn aan al te felle zonnestraling (noordhellingen) slaan nl. verschillende struiken en lianen in deze pionierstruwelen op: meidoorn, egelantier, hondsroos, heggeroos, kamperfoelie en – voor zover niet reeds aanwezig – liguster. Duindoorn zowel als kruipwilg verdraagt de concurrentie van deze heesters slecht en treft men na verloop van tijd nog slechts als relict of langs randen aan. Liguster kan daarentegen in het meersoortige struweel opgaan.

Verschillende kruiden uit de pionierstruwelen handhaven zich bij een niet te dichte sluiting van de struiklaag in de nieuwe gemeenschap: *Cynoglossum officinale*, *Senecio jacobaea*, *Rubus caesius* en *Calamagrostis epigejos* uit de duindoornsociatie; *Helictotrichon pubescens*, *Galium mollugo*, *Viola hirta*, *Rubus caesius* e.d. uit de kruipwilgsociatie. Over het algemeen leiden de floristische en daarmee gepaard gaande structurele veranderingen van de struiklaag echter tot een verdringing van xerofiele soorten in kruid- en moslaag door meso-, eventueel hygrofiele soorten. *Moehringia trinervia*, *Geum urbanum*, *Fragaria vesca*, *Viola riviniana*, *Ajuga reptans*, *Urtica dioica*, *Myosotis arvensis*, *Torilis japonica*, *Eurhynchium stokesii*, *Mnium undulatum* etc. doen hun intrede. Hierbij voegen zich enige typische duinplanten, zoals *Asparagus officinalis* var. *officinalis*, *Inula conyza* en *Polygonatum odoratum*.

Gaande van de zeereep af landinwaarts vindt men de eerste tot de *Hippophaë*-

*Ligustrum*-ass. te rekenen bosjes op ca. 350 m uit de duinvoet: laag blijvende en vaak open struwelen, in de valleien overwegend uit meidoorn bestaand, op noordhellingen vaak met liguster als dominant. Bij toenemende afstand tot het strand worden de struwelen talrijker, winnen zij aan hoogte en wordt het struikensortiment groter. Haar optimale ontplooiing bereikt de associatie eerst op ca. 1500–2200 m uit de duinvoet, d.w.z. in de zone waar ook de duinbossen in hun fraaiste vormen ontwikkeld zijn. De berkenbossen der valleien worden hier veelal omgord door een dichte struikvegetatie, waarvan – behalve de reeds genoemde heesters – thans kardinaalsmuts, berberis, wegedoorn, Gelderse roos en rode kornoelje mede deel uitmaken (mantelgezelschap). Nog verder landinwaarts (achterduin) wordt de gemeenschap weer minder algemeen en armer aan soorten, gevolg van de weinig geschikte terreinconfiguratie, de sterkere uitloging van de bodem en de toenemende concurrentiekracht van de eik.

Na afsterven van het duinbos (zie onder 24) kan een regeneratie van de begroeiing inzetten doordat de oude en vaak weinig vitale heesters der struiketage zich moeizaam tot een open struweel ontwikkelen. Men heeft te doen met een afwijkende vorm van de associatie, waarvoor *Linaria vulgaris* en *Hypericum perforatum* differentiërend zijn.

Onder bepaalde omstandigheden treden dominanties of facies van verschillende soorten op, vnl. van liguster, duindoorn en (in latere stadia) meidoorn. Hiervan verdient de duindoorn-facies speciale aandacht.

Duindoorn vormt in enige valleien op plaatsen die in vroeger tijden aan menselijke activiteiten onderworpen zijn geweest tot meer dan 2 m hoge, volkomen ondoordringbare struwelen. De kruidlaag, soms zwak ontwikkeld, bevat onder meer *Moehringia trinervia*, *Geum urbanum*, *Holcus lanatus*, *Urtica dioica*, *Myosotis arvensis*, *Galium aparine*, *Glechoma hederacea*, *Viola hirta* en *Solanum dulcamara*. *Moehringia* kan facies vormen. Met de onder 14 behandelde duindoorn-begroeiingen heeft de kruidlaag van dit struweel vrijwel uitsluitend enige (duin-) ubiquisten gemeen: *Calamagrostis epigejos*, *Rubus caesius*, *Poa pratensis* – soorten welke bovendien thans slechts een ondergeschikte rol spelen. Weliswaar kan men hier en daar onder de duindoorn kiemplanten of opslag vinden van roos, meidoorn of vlier. Onder de huidige omstandigheden schijnt echter alleen de vlier met de duindoorn in concurrentie te kunnen treden. Hierin openbaart zich een zekere verwantschap met de *Hippophaë-Sambucus*-ass.. De grote concurrentiekracht van de duindoorn in dit milieu blijkt ook uit het feit dat het struweel plaatselijk de omringende kruipwilgbegroeiing verdringt (Bierlap, proefperk 29).

Dat de duindoorn in deze begroeiingen een vrij hoge ouderdom kan bereiken bleek aan een 2.5 m hoog en nog vitaal exemplaar, dat onlangs geveld werd in de Bierlap. Aan de 12 cm dikke stam konden 55 jaarringen geteld worden. Het oudste hout was vrijwel vergaan.

De meeste tot de *Hippophaë-Ligustrum*-ass. te rekenen struwelen behoren tot de subass. van *Asparagus officinalis* Meltzer 41, de gemeenschap op relatief droge bodem. Het optreden van vochtindicerende kruiden blijft tot enkele gevallen beperkt. De bosjes zijn te herkennen aan enige hoog opschietende bloeistengels van *Valeriana officinalis* of *Cirsium palustre* en aan de aromatische geur van tussen grassen schuilgaande *Mentha aquatica*. Ook kan men hier *Scutellaria galericulata*, *Stachys sylvatica* of *Lythrum salicaria* aantreffen. Deze begroeiingen behoren tot de subass. van *Eupatorium cannabinum* Meltzer 41 – hoewel de soort waar deze subassociatie naar genoemd werd zich in ons gebied nagenoeg tot de vochtige berkenbossen beperkt.

TAB. 16. Hippophaë rhamnoides-Ligustrum vulgare-ass.

Subassociatie/Subassociation Nummer/Number of record	typicum					Eupatorium-		
	1	2	3	4	5	6	7	8
Jaar/Year	52	52	57	57	53	52	54	52
Maand/Month	5	6	6	6	7	7	7	8
Vindplaats/Locality	20	23	20	20	21	21	7	20
	94 <sup>1</sup>	94 <sup>1</sup>	92 <sup>2</sup>	94 <sup>2</sup>	93 <sup>2</sup>	94 <sup>2</sup>	95 <sup>2</sup>	94 <sup>2</sup>
Oppervlakte in m <sup>2</sup> /Area in sq.ms.	60	90	30	10	360	45	30	45
Soortental/Number of species	24	47	25	18	29	36	28	31
Struiklaag/Shrub-layer								
Hoogte in m/Height in ms.	3	5	2.5	3	4	1.0	4	2.8
Bedekking in %/Cover in %	80	70	100	100	100	50	100	100
V · Ligustrum vulgare	4	3	3	2		3	2	+
O a · Crataegus monogyna	+	2	+	4	+	1	5	3
O a · Rosa canina		1			+	+		+
O a · R. dumetorum		+	+	1		+		
V a · R. rubiginosa		+	3		+			+
V a · Berberis vulgaris		+						
· Lonicera periclymenum	1	+	+	2		+		2
· Viburnum opulus		+	r			r	+	
Hippophaë rhamnoides			+ <sup>1</sup> )		5			
Betula verrucosa	+		r			r		
Salix repens			1 <sup>1</sup> )	+ <sup>1</sup> )				3 <sup>1</sup> )
K Euonymus europaea		2						
Sorbus aucuparia		+	r					
Kruidlaag/Herb-layer								
Hoogte in m/Height in ms.	0.8	0.6	0.5	0.6	0.5	0.7	0.5	0.5
Bedekking in %/Cover in %	100	70	40	50	30	70	90	30
a · Asparagus officinalis var. officinalis	+	+	+					
K a · Inula conyza		+				+		
K · Viola hirta	+	+			+	1		
K · Polygonatum odoratum	1	+				+	+	
K · Moeblingia trinervia	+	1	+	2	1	+	5	1
K · Fragaria vesca	+	+	+				+	
K · Geum urbanum					+		+	+
K · Viola riviniana		+					+	+
K · Rubus caesius	+	2	3	1	1	+	1	+
· Calamagrostis epigejos	1	1	1	1	+	3		1
· Teucrium scorodonia				+	+	+		1
Valeriana officinalis		+				+	1	1
Cirsium palustre		+				+		1
Holcus lanatus					r	+		+
Mentha aquatica						+	+	
Scutellaria galericulata								2
Stachys sylvatica								+ <sup>2</sup> )
Ligustrum vulgare	+	1					1	
Crataegus monogyna	1							+
Lonicera periclymenum		+		1				
Sambucus nigra					+		r	
Poa pratensis	1	1	+	2		+	+	+

<sup>1</sup>) Overwegend of uitsluitend langs rand./Predominantly or exclusively along border.

<sup>2</sup>) Toegevoegd juli 1953./Added July 1953.



TAB. 16. Vervolg/Continued

Subassociatie/Subassociation Nummer/Number of record	1	2	typicum 3	4	5	Eupatorium- 6	7	8
<i>Urtica dioica</i>	+	+	1	+	1			+
<i>Carex arenaria</i>	1	+		+		2		1
<i>Solanum dulcamara</i>		+			1		1	+
<i>Galium aparine</i>		+			+		+	+
<i>G. mollugo</i>		1				1	1	
<i>Festuca rubra</i>	1		2			+		
<i>Hypericum perforatum</i>				+		1		+
<i>Cynoglossum officinale</i>	+						2	
<i>Myosotis arvensis</i>		+			+			
<i>Poa trivialis</i>		1					+	
<i>Torilis japonica</i>		+					2	
<i>Vicia cracca</i>			+	+				
Moslaag/Moss-layer Bedekking in %/Cover in %	20	30	1	1	3	40	3	10
<i>Pseudoscleropodium purum</i>	2	+	+	+	+	3	+	2
<i>Mnium affine</i>		2		+	+	+	+	+
<i>Brachythecium rutabulum</i>	+	1	+			1		+
<i>Dicranum scoparium</i>	+				+	1		
<i>Hypnum cupressiforme</i>	+					1		
<i>Lophocolea heterophylla</i>					+			+
<i>Bryum capillare</i>	+					+		

Addenda: No. 1 *Ajuga reptans* 1, *Agrimonia eupatoria* +, *Convallaria majalis* +. No. 2 (Booml./Tree-l.: hoogte/height 7 m, bedekking/cover 10%) *Sorbus aucuparia* 2, *Betula verrucosa* +; (struikl./shrub-l.) *Bryonia dioica* +, *Prunus padus* +, *Rhamnus cathartica* +, *Ribes uva-crispa* +; *Arctium pubens* 2, *Melandrium rubrum* 1, *Centaureum minus* +, *Anthoxanthum odoratum* +, *Daucus carota* +, *Ranunculus acris* +, *Prunus padus* r, *Pastinaca sativa* r. No. 3 (Struikl./Shrub-l.) *Salix cinerea* +; *Epilobium montanum* +, *Ranunculus repens* +. No. 4 (Kruidl./Herb-l.) *Quercus robur* r. No. 5 (Struikl./Shrub-l.) *Rubus caesius* +, *Solanum dulcamara* +; *Glechoma hederacea* 1, *Agrostis stolonifera* +, *Bryonia dioica* +, *Poa nemoralis* +, *Achillea millefolium* r, *Potentilla erecta* r, *Veronica chamaedrys* r; *Brachythecium albicans* +, *Eurhynchium stokesii* +, *Mnium undulatum* +. No. 6 (Struikl./Shrub-l.) *Betula pubescens* r, *Frangula alnus* r; *Linaria vulgaris* 1, *Acer pseudoplatanus* +, *Lathyrus pratensis* +; *Dicranum scoparium* +, *Lophocolea bidentata* +. No. 7 (Struikl./Shrub-l.) *Sambucus nigra* +; *Prunella vulgaris* 2, *Cerastium holosteoides* +, *Rosa canina* +, *Cirsium vulgare* r, *Frangula alnus* r, *Silene nutans* r. No. 8 (Struikl./Shrub-l.) *Quercus robur* +; *Potentilla reptans* +, *Rosa rubiginosa* +; *Eurhynchium striatum* +.

Afhankelijk van verschillende milieuvorwaarden neemt men een successie van de *Hippophaë-Ligustrum*-ass. tot diverse bosassociaties waar. Meidoorn, uitgroeïend tot een kleine boom, kan dominant worden, hetgeen in de kruidlaag belangrijke verschuivingen veroorzaakt. Deze ontwikkeling voert tot de *Crataegus monogyna-Betula pubescens*-ass. (zie 20). Op enigszins vochtiger bodem ontplooit deze gemeenschap zich in haar meer karakteristieke vorm, doordat berk of ratelpopulier in het struweel opslaat en samen met meidoorn de boomlaag vormt. Het valt niet met zekerheid na te gaan of de berkenbossen die in nog vochtiger milieu worden aangetroffen (*Alnion glutinoso-incanae*, *Alnion glutinosae*; zie 21 en 23) eveneens voorafgegaan werden door de *Hippophaë-Ligustrum*-ass., i.c. de subass. van *Eupatorium cannabinum*.

De ontwikkeling tot duinberkenbos voltrekt zich bij voorkeur in de enigszins vochtige valleien der middenduinen. In het hoger gelegen achterduin heeft de successie een ander verloop, doordat zich hier vooral eik in de *Asparagus*-

subass. vestigt en zich een *Convallaria-Quercus robur*-ass. ontwikkelt (zie 19).

In de voorduinen, op noordhellingen en in vele droge en weinig beschutte valleien vormt de *Asparagus*-subass. het eindstadium.

#### *b. Regionale verbreiding en betrekkingen met verwante struwelen*

Het areaal van de *Hippophaë-Ligustrum*-ass. is vrijwel beperkt tot het Nederlandse Duindistrict; daarbuiten treft men slechts sporadisch fragmenten van de associatie aan. Het is dus aanmerkelijk geringer in omvang dan dat van de *Hippophaë-Sambucus*-ass..

De *Hippophaë-Ligustrum*-ass. komt eerst op zekere afstand tot de duinvoet tot ontwikkeling, bij uitstek in valleien en op noordhellingen. De gemeenschap verdraagt blijkbaar niet een al te zilde en krachtige zeewind, evenmin als een al te droog milieu. Dit betekent dat de gemeenschap ontbreekt waar de duinstrook te smal is, b.v. tussen Den Haag en Hoek van Holland. De afwezigheid in sommige andere duingebieden (Katwijk-Noordwijk) moet aan de invloed van de mens worden toegeschreven (BOERBOOM 1957 d).

Plaatselijk treden bepaalde soorten in eindstadia der associatie sterk op de voorgrond. Bekend zijn de struwelen van kardinaalsmuts bij Bloemendaal (DOING KRAFT 1958) en die van berberis op Voorne (WESTHOFF 1953). Voor Wassenaar zijn de grote rijkdom aan rozen en het algemene voorkomen van kamperfoelie kenmerkend (zie ook WESTHOFF 1958). Rode kornoelje is hier een lokale verschijning.

Ettelijke soorten, karakteristiek voor de *Hippophaë-Ligustrum*-ass., treden ook buiten het Duindistrict in duinstruwelen op. Dit heeft ertoe geleid dat verschillende auteurs deze begroeiingen ten onrechte bij de associatie onderbrachten. Zo worden in het Waddendistrict en op enige der Oost- en Noordfriese eilanden *Solanum dulcamara*, *Asparagus officinalis* en *Cynoglossum officinale* min of meer sporadisch in het duindoornstruweel der xeroserie aangetroffen. MELTZER (1940) ziet in deze omstandigheid aanleiding alle *Hippophaë*-struwelen der xeroserie samen te voegen en bij het door hem beschreven *Hippophaëto-Ligustretum* onder te brengen. DEN HARTOG (1951) laat zich op grond van het voorkomen van *Sambucus nigra*, *Berberis vulgaris*, *Rosa rubiginosa* en *Crataegus monogyna* (zie 17b) op overeenkomstige wijze uit. Beide auteurs kennen hiermede een te grote waarde toe aan het meestal niet meer dan incidentele voorkomen van deze soorten in de bewuste struwelen en onderschatten de betekenis van de volledige soortencombinatie.

Ook in de Belgische duinen vindt men min of meer karakteristieke elementen van de *Hippophaë-Ligustrum*-ass. in diverse struwelen terug. Belgische vegetatiekundigen hebben niet geschroomd het merendeel der duinstruwelen tot deze gemeenschap te rekenen (DUVIGNEAUD 1947, LEBRUN e.a. 1949, LAMBINON 1956). Deels betreft het hier de duindoornstruwelen met *Solanum dulcamara*, *Bryonia dioica*, *Cynoglossum officinale*, *Stellaria media* subsp. *pallida* en opslag van *Sambucus nigra*: de *Hippophaë*-variant van het *Hippophaëto-Ligustretum asparagetosum* Meltzer 41, thans beschreven als *Hippophaë-Sambucus*-ass. *Hippophaë*-facies. Daarnaast rekent men ook de duindoorn-kruipwilg-struwelen, zowel van xero- als hygroserie, tot deze associatie; b.v. DUVIGNEAUD: *Hippophaëto-Ligustretum* subass. v. *Hydrocotyle vulgaris*: een „broussaille épineuse à *Salix repens* et *Hippophaës*”, waarin zeer vele hygrofielen aangetroffen worden, maar van de associatie-kensoorten slechts *Viola hirta* aanwezig is. Raadpleegt men het bijzonder waardevolle werk van MASSART (1908), dan zouden voor de *Hippo-*

*phaë-Ligustrum*-ass. zo kenmerkende heesters als *Crataegus monogyna*, *Euonymus europaea*, *Berberis vulgaris* en *Rosa dumetorum* in het Belgische duingebied totaal ontbreken. *Ligustrum vulgare* zou er een vrij zeldzame soort zijn in droge pannen en bosjes.<sup>1)</sup> Van de door LEBRUN e.a. opgegeven kensoorten wordt *Viola hirta* slechts als zeer zeldzaam voor vochtige pannen vermeld, hetgeen met de opnamen van DUVIGNEAUD overeenstemt, doch op een andere oecologie wijst dan de soort ten onzent bezit; *Inula conyza* wordt noch door MASSART, noch in enige andere studie der Belgische duinen genoemd; *Cynoglossum* en *Solanum* zijn eer kenmerkend voor de *Hippophaë-Sambucus*-ass. dan voor de *Hippophaë-Ligustrum*-ass.; *Asparagus officinalis* tenslotte is een soort die – zoals bleek – ook in N. richting buiten het areaal van de *Hippophaë-Ligustrum*-ass. in duinstruwelen voorkomt (Waddendistrict) en regionaal dus niet aan deze gemeenschap gebonden is. Dit alles duidt erop dat de associatie zoals in deze publikatie beschreven in de Belgische duinen nauwelijks voorkomt. DOING, die de gelegenheid had het gebied intensiever te bestuderen, is dezelfde mening toegedaan (mond. med.).

In de Noordfranse duinen ontbreekt de *Hippophaë-Ligustrum*-ass. waarschijnlijk geheel (eig. waarn., DOING mond. med.). Evenals in Engeland schijnt het aldaar fragmentair ontwikkelde *Berberidion* zich te beperken tot de *Hippophaë-Sambucus*-ass. en de *Ligustrum vulgare*-sociatie. Plaatselijk kan *Prunus spinosa* in deze streken op de voorgrond treden.

Grote verwantschap met de *Hippophaë-Ligustrum*-ass. vertonen sommige duinstruwelen der Duitse Oostzeekust. Zo behoren de door SOLGER (1910) beschreven ondoordringbare rozenbossen met o.a. *Rosa canina* en voorts *Hippophaë rhamnoides* en *Asparagus officinalis* waarschijnlijk tot het *Berberidion*. PREUSS (1912) noemt voor de „Buschdünen” o.m. *Rosa rubiginosa*, *R. canina* (tot 4 m hoog), *Crataegus monogyna* en *Berberis vulgaris*, Zie ook ABROMEIT (1900) en ONNO (1933).

De *Hippophaë-Ligustrum*-ass. en de *Hippophaë-Sambucus*-ass. vormen de voorposten van het *Berberidion vulgaris*, een naar verbreiding in hoofdzaak Centraaleuropees verbond. Het wekt geen bevreemding dat de grootste verwantschap bestaat met de uitlopers van dit verbond in N.W. richting: de *Prunus spinosa-Ligustrum vulgare*-ass. Tx. 52 en de *Sambucus nigra-Ligustrum vulgare*-ass. (syn. *Sambuco-Ligustretum* Van Leeuwen et Doing Kraft 55 msc.). Daarnaast bezit de *Hippophaë-Ligustrum*-ass. een opvallende floristische overeenkomst met de *Hippophaë rhamnoides-Salix incana*-ass. (Br.-Bl.) Br.-Bl. et Volk 40, struwelen op rivierafzettingen van grove textuur in Midden-Europa (KOCH 1925, TÜXEN 1952).

Van de kusten van Portugal (OLIVER 1926) en Zuid-Frankrijk (BRAUN-BLANQUET 1951) worden vicariërende duinstruwelen vermeld, de „matto” of „charneca” resp. de *Phillyrea angustifolia-Jasminum fruticans*-ass.. Met deze gemeenschappen heeft de *Hippophaë-Ligustrum*-ass. geen soorten gemeen.

<sup>1)</sup> Tijdens een recent maar vluchtig bezoek aan het duingebied ten W. van La Panne trof ik meidoorn en kardinaalsmuts echter op één plaats aan samen met dauwbraam, kruipwilg, duindoorn, duinroos en liguster; deze begroeiing ben ik geneigd tot de *Hippophaë-Ligustrum*-ass. te rekenen.

## IV. BOSSEN

### INLEIDING

Hoewel de bossen in het Wassenaarse duinlandschap fysiognomisch een bijzonder markante plaats innemen, is het oppervlak dat zij bedekken niet uitermate groot. In de nabij de zee gelegen zone verhindert de zeewind vrijwel elke boomgroei. Op grotere afstand tot de duinvoet kunnen berk, populier en de aan-geplante pijnboom weliswaar uitgroeien tot een 4 à 8 m hoge boom, bossen van enige omvang treft men ook in de middenduinen nog nauwelijks aan. Eerst in het achterduin bereiken de meeste bomen hun grootste hoogte. Verschillende soorten kunnen hier op meestal bescheiden schaal tot bosvorming aanleiding geven. Relatief uitgestrekte delen beslaat echter de berk, met name in de valleien Meijndel, Kijfhoek en Bierlap. Deze bijzonder fraaie en sfeervolle berkenbossen verlenen het gebied een grote bekoring.

Oppervlakkig gezien vertonen de duinberkenbossen een grote mate van onderlinge overeenkomst. De berk is dominant, vaak alleenheerser, in de boomlaag. De struiklaag wordt als regel bepaald door meidoorn, liguster, rozen en kamperfoelie, eventueel mede door stronkopslag van de berk. Maar met deze betrekkelijke gelijkvormigheid in de hoogste etages gaat een ongekende verscheidenheid der kruidlaag gepaard. Het is niet moeilijk een aantal vegetatieopnamen te maken, die in de kruidlaag – afgezien van enige duinubiquisten, zoals *Rubus caesius* en *Calamagrostis epigejos* – hoegenaamd geen soorten gemeen hebben. De duinberkenbossen vallen dan ook uiteen in verscheidene, deels weinig verwante gemeenschappen. Verschillen in vochthuishouding en stikstofgehalte van de bodem zijn blijkens een nader onderzoek de voornaamste factoren die deze grote variatie in de kruidlaag bewerken (BOERBOOM 1957 msc.).

Aan de grote differentiatie van de duinbossen is in het verleden niet steeds voldoende aandacht geschonken. MELTZER (1941) beperkt zich in zijn beschouwingen over het duinberkenbos vrijwel tot de „middengroep”: ten aanzien van de droogste vormen volstaat hij met de opmerking dat hier een ontwikkelingsmogelijkheid tot de *Quercus robur*-*Betula verrucosa*-ass. (syn. *Querceto roboris-Betuletum* Tx. 30) bestaat, over de vochtige berkenbossen laat hij zich niet uit. Aanspraak op een grotere volledigheid kan de publikatie van WESTHOFF (1952) over de gezelschappen met houtige gewassen in de duinen en langs de binnenduinrand maken. De grote verscheidenheid der betrokken begroeiingen komt echter op deze plaats evenmin geheel tot haar recht. Zo rangschikt de auteur behalve het merendeel der duinberkenbossen tevens de duineikenbossen en zelfs de dennenaanplantingen in de kalkrijke duinen onder de *Hippophaë-Ligustrum*-ass.. Bij een onderzoek aangaande de vegetatie van de Verbrande Pan (Bergen) onderscheiden WESTHOFF & HOFFMANN (1950, 1951) daarentegen reeds een 9-tal typen van „eiken- en berkenrijk duinbos”, die niet tot deze gemeenschap gerekend werden, maar tot „nog niet beschreven associaties of lagere eenheden”. Elders bleek (III, inleiding) dat de hiermede tot uitdrukking gebrachte scheiding tussen struwelen en bossen later ondermeer steun zou vinden bij TÜXEN (1952).

Een belangrijke schrede voorwaarts bracht de recente algehele herziening van het systeem der Nederlandse bosassociaties (VAN LEEUWEN & DOING KRAFT 1955, 1959). Hoewel ten aanzien van de duinbossen nog niet alles tot klaarheid is gekomen, kan over de hoofdzaken weinig twijfel bestaan. Afgezien van de bezwaren, die reeds in de Algemene inleiding onder c (2) kenbaar werden gemaakt, is de indeling van het grootste deel der duinberkenbossen bij het *Alno-Ulmion*

(Br.-Bl. et Tx. 43) Ob. 53 (onderverbond *Ulmion* Ob. 53) bevredigend. Op grond van de verschillen in floristische samenstelling, met name vanwege de dominantie van de berk, lijkt het mij echter ongewenst deze ook genetisch, geografisch en oecologisch afwijkende bossen tot één associatie te verenigen met de bossen der overslaggronden langs de grote rivieren (*Fraxinus-Ulmus carpinifolia*-ass., syn. *Fraxino-Ulmetum* Ob. 53), zoals door beide auteurs wordt voorgestaan (zie 20a). Zij worden hier dan ook als afzonderlijke associatie beschreven (*Crataegus monogyna-Betula pubescens*-ass.). Tot hetzelfde verbond (echter onderverbond *Alnion glutinoso-incanae* Ob. 53) reken ik enkele bosjes van een vochtiger standplaats (zie 21). In de vochtigste duinvalleien worden bovendien begroeiingen aangetroffen die – zij het in fragmentaire en onzuivere vorm – nog een tweetal bosverbanden vertegenwoordigen: het *Salicion albae* Ob. 53<sup>1)</sup> en het *Alnion glutinosae* (Malc. 29) Meyer Dr. 36 (zie 22 resp. 23).

Een scherpe tegenstelling tot de voorgaande, vaak zeer weelderige begroeiingen vormen de bossen op drogere, aan bepaalde voedingszouten tevens armere bodem, die men bij uitstек op hellingen in het achterduin kan vinden. Meestal is daar de zomereik of de zwarte populier de dominerende houtsoort. DOING KRAFT rangschikt deze bossen op grond van het regelmatig optreden van soorten uit het *Quercion robori-petraeae* onder dit laatste verbond (*Convallaria majalis-Quercus robur*-ass., zie 19).

Aan de functie van de mens bij het ontstaan van de verschillende bossen in het Wassenaarse duingebied werd in enige afzonderlijke publikaties reeds ruime aandacht geschonken (BOERBOOM 1958c en d, BOERBOOM & COOPS 1959). Bij de afzonderlijke behandeling van de resp. bosgemeenschappen zal derhalve niet uitvoerig op de rol van de mens worden ingegaan. Op één punt moge echter nog de aandacht worden gevestigd.

Het is een opmerkelijk verschijnsel dat spontaan tot ontwikkeling gekomen duinbos zich langs de Westeuropese kusten nagenoeg tot Nederland beperkt. In deze omstandigheid is meer dan eens een argument gezien voor de antropogene oorsprong van alle Nederlandse duinbossen. Het moet echter waarschijnlijk worden geacht, dat de mens juist de oorzaak is van de grote bosarmoede der duinen elders. Voor de juistheid van de laatste zienswijze bestaan ettelijke aanwijzingen in oude geschriften (zie hiervoor BOERBOOM 1958 d). Ook het feit dat bosopslag in bosarme streken optreedt na onderdrukking van het konijn (WESTHOFF 1947) duidt in deze richting.

Daarnaast mag niet uit het oog verloren worden, dat het Nederlandse duingebied in één opzicht belangrijk van de meeste andere duingebieden afwijkt, nl. door zijn veelal aanzienlijke breedte. Aangezien bossen in het jonge duinlandschap eerst op vrij grote afstand tot de duinvoet optreden, kan deze omstandigheid mede van invloed zijn op de regionale verbreiding der duinbossen.

## 19. CONVALLARIA MAJALIS-QUERCUS ROBUR-ASS.

SYN. CONVALLARIO-QUERCETUM VAN LEEUWEN ET DOING KRAFT 55 MSC.

### a. Floristische samenstelling, successie en lokale verbreiding

Door opslag van zomereik in verschillende struwelen en dwergstruwelen wordt de successie tot de *Convallaria-Quercus robur*-ass. ingeluid. Wanneer de eik niet belemmerd wordt door een te krachtige zeewind groeit hij daarna uit tot een meestal lage en min of meer gedrongen boom. De heesters van het voorafgegane stadium houden hierbij slechts ten dele in de struiketage stand. Houtige gewassen zijn daarentegen vrij sterk in de enigszins open kruidlaag vertegenwoordigd. Een moslaag ontbreekt geheel of nagenoeg geheel.

Het ontstaan van de verspreide groepen eiken, die in het achterduin regelmatig optreden, kan men zich op deze wijze voorstellen. De geschetste ontwikkeling

<sup>1)</sup> In de oorspronkelijke publikatie als *Salicion*.

heeft in recente tijd echter nergens in de Wassenaarse duinen tot een aaneengesloten bos van enige omvang geleid. Het merendeel der tot de *Convallaria-Quercus robur*-ass. te rekenen bossen is dan ook langs kunstmatige weg tot stand gekomen. Met zekerheid geldt dit voor de meeste eikenbossen in de vallei Meijndel en voor de bossen van *Populus canadensis*, die sommige duintoppen bedekken. Maar ook waar overeenkomstige populierenbossen uit *P. nigra* bestaan, moet aanleg door de mens veelal waarschijnlijk worden geacht (BOERBOOM 1958c en d). In de weinig talrijke gevallen, dat in deze associatie berk of ratelpopulier de dominerende boomsoort vormt (valleien), kan het bos spontaan tot ontwikkeling zijn gekomen.

TAB. 17. *Convallaria majalis-Quercus robur*-ass.

Nummer/Number of record	1	2	3	4	5
Jaar/Year	56	56	58	52	54
Maand/Month	7	6	10	7	7
Vindplaats/Locality	24	27	23	6	21
	96 <sup>a</sup>	96 <sup>a</sup>	94 <sup>1</sup>	95 <sup>o</sup>	95 <sup>2</sup>
Expositie/Aspect	O	—	ZO	ZO	Z
Helling in °/Slope in °	10	—	5	25	25
Oppervlakte in m <sup>2</sup> /Area in sq.ms.	200	140	60	80	60
Soortental/Number of species	20	33	23	26	17
Boomlaag/Tree-layer					
Hoogte in m/Height in ms.	10	12	12	7	14
Bedekking in %/Cover in %	100	100	90	90	70
a · <i>Quercus robur</i>	5	5			
a · <i>Populus nigra</i>			5	5	4
Betula sp.		2			
<i>Crataegus monogyna</i>				2	
Struiklaag/Shrub-layer					
Hoogte in m/Height in ms.	5	5	1.4	4.0	1.5
Bedekking in %/Cover in %	10	20	3	40	5
O · <i>Lonicera periclymenum</i>	+	+		2	+
· <i>Crataegus monogyna</i>		2	+	2	r
· <i>Ligustrum vulgare</i>			+	2	+
<i>Euonymus europaea</i>	+		+		
<i>Sambucus nigra</i>	2			+	
<i>Quercus robur</i>		+		2	
Kruidlaag/Herb-layer					
Hoogte in m/Height in ms.	0.6	0.4	0.8	0.7	0.8
Bedekking in %/Cover in %	50	70	100	50	90
a · <i>Epipactis helleborine</i>	+			+	
O a · <i>Convallaria majalis</i>			4		
O(a) · <i>Hieracium umbellatum</i>		+	+		
(a) · <i>Sonchus arvensis</i>				2	+
O · <i>Lonicera periclymenum</i>	2	2	+		+
· <i>Crataegus monogyna</i>	+	+			+
· <i>Ligustrum vulgare</i>	2		1		2
· <i>Quercus robur</i>	+	+			+
· <i>Euonymus europaea</i>	+		+		
· <i>Calamagrostis epigejos</i>	2	+	2	2	1
· <i>Poa pratensis</i>	1	1	+	1	+

TAB. 17. Vervolg/Continued

Nummer/Number of record	1	2	3	4	5
·Polygonatum odoratum	+	r	1	+	+
·Rubus caesius	+	+	3	2	4
·Cynoglossum officinale	+	r		2	+
·Asparagus officinalis			+	+	
Carex arenaria			+	2	+
Taraxacum sect. Erythrosperma		+	+	+	
Festuca rubra	+	+	1		
F. ovina		+	r		
Agrostis stolonifera		3	+		
Galium aparine	r				+
Solanum dulcamara	1			1	
Stellaria media	r	+			
Urtica dioica	+	r			
Moslaag/Moss-layer					
Bedekking in %/Cover in %		1	1		
Brachythecium sp. (* rutabulum)		+	+		

Addenda: No. 1 (Kruidl./Herb-l.) *Sambucus nigra* +, *Acer pseudoplatanus* r, *Cirsium palustre* r, *Geranium robertianum* r, *Rosa canina* r. No. 2 (Struikl./Shrub-l.) *Populus canescens* 2; (kruidl./herb-l.) *Populus canescens* +, *Viola riviniana* 1, *Cerastium holosteoides* +, *Dactylis glomerata* +, *Luzula campestris* +, *Poa annua* +, *P. trivialis* +, *Silene nutans* +, *Taraxacum sect. Vulgaria* +, *Veronica chamaedrys* +, *V. officinalis* +, *Moehringia trinervia* r, *Prunella vulgaris* r, *Ranunculus acris* r, *Senecio jacobaea* r, *Valeriana officinalis* r; *Mnium affine* +. No. 3 (Kruidl./Herb-l.) *Sorbus aucuparia* +, *Vicia lathyroides* +, *Koeleria albes-cens* r, *Ononis repens* r; *Hypnum cupressiforme* +. No. 4 (Struikl./Shrub-l.) *Bryonia dioica* +, *Populus nigra* +, *Rosa canina* +, *Solanum dulcamara* +; *Galium mollugo* 1, *Geum urbanum* 1, *Torilis japonica* 1, *Bromus tectorum* +, *Daucus carota* +, *Linaria vulgaris* +, *Polygonatum multiflorum* +. No. 5 (Struikl./Shrub-l.) *Rosa rubiginosa* +; (kruidl./herb-l.) *Bryonia dioica* r, *Rosa rubiginosa* r, *Lithospermum officinale* 2, *Cirsium arvense* +.

Als lokale associatiekensoorten kunnen worden aangemerkt: *Convallaria majalis*, *Epipactis helleborine* en (onder voorbehoud) *Hieracium umbellatum*, *Sonchus arvensis* en *Scrophularia vernalis*.

Van *Convallaria* treft men in de Wassenarese duinen 10-15 groeiplaatsen aan, die vrijwel alle tot de *Convallaria-Quercus robur*-ass. behoren. *Convallaria* vormt er meestal gesloten groepen van verscheidene meters doorsnee. *Epipactis* is binnen de gemeenschap vrij algemeen en treedt daarbuiten slechts incidenteel op in de *Crataegus monogyna-Betula pubescens*-ass. en in dwergstruweel van *Salix repens*. *Hieracium* is trouw binnen de bosformatie, maar komt in diverse begroeiingen van het open duin voor. Hetzelfde kan gezegd worden van *Sonchus arvensis*, welke soort bovendien binnen de associatie een sterke voorkeur voor de populierenbossen aan de dag legt. Van *Scrophularia* zijn slechts enkele groeiplaatsen bekend. Men vindt deze soort uitsluitend en dan vaak abundant in enigszins ruderaal beïnvloede loofhoutaanplantingen, die eventueel tot de *Convallaria-Quercus robur*-ass. kunnen worden gerekend (Pompstationsweg, Meijndel).

Bovendien bepalen *Populus nigra* en *P. canadensis* zich in de duinbossen tot de *Convallaria-Quercus robur*-ass. en blijft het optreden van *Quercus robur* als boom in hoofdzaak tot deze gemeenschap beperkt.

De genoemde soorten geven reeds aanduidingen omtrent de enigszins intermediaire positie welke de hier beschreven gemeenschap tussen de *Querco-Piceetea* en de *Querco-Fagetea* inneemt. Het eerste syntaxon is behalve door *Hieracium umbellatum* en *Convallaria majalis* vertegenwoordigd door *Lonicera*

*periclymenum* en *Veronica officinalis*. *Lonicera* is constant en veelal in de struik- zowel als in de kruidlaag abundant. *Veronica* daarentegen vindt wegens de grotere lichtbehoefte in gesloten bossen geen optimaal milieu, maar kan men desondanks meer dan eens aantreffen.

In de *Polygonatum*-variant – waartoe in het betrokken gebied alle bossen van deze associatie gerekend moeten worden – staat hier een niet onaanzienlijk aantal *Berberidion*-soorten tegenover. Liguster en meidoorn domineren veelal – in overigens weinig vitale toestand – in de ietwat ijle struiklaag. Kardinaalsmuts, hoewel nooit abundant, is een regelmatige verschijning. In de kruidlaag worden *Polygonatum odoratum*, *Cynoglossum officinale* en *Asparagus officinalis* veelvuldig aangetroffen. Liguster kan ook hier een voorname plaats opeisen. De klassen-soorten der *Quercus-Fagetea* zijn echter gering in aantal. Deze omstandigheid rechtvaardigt mede de indeling van de *Convallaria-Quercus robur*-ass. bij het *Quercion robori-petraeae* (onderverbond *Violo-Quercion* Van Leeuwen et Doing Kraft 55 msc.).

In tegenstelling tot de meeste andere duinbossen heeft bij de *Convallaria-Quercus robur*-ass. de kruidlaag vaak een enigszins schraal aanzien. Als regel wordt zij beheerst door verschillende grassen (*Calamagrostis epigejos*, *Agrostis stolonifera*, *Poa pratensis*) in combinatie met dwergheesters zoals dauwbraam, kamperfoelie en liguster. In deze begroeiing kunnen enige soorten der droge graslanden zich soms staande houden (*Festuca ovina*, *Taraxacum* sect. *Erythrosperma*, *Senecio jacobaea* etc.).

De floristisch armste bossen, t.w. de begroeiingen van grauwe abeel in het achterduin en de naalddhoutaanplantingen, kunnen – voor zover zij het jeugd-stadium gepasseerd zijn – beschouwd worden als zeer fragmentaire *Convallaria-Quercus robur*-associaten. Het algemene voorkomen van *Epipactis helleborine* in dennenbossen pleit onder meer voor deze zienswijze.

De *Convallaria-Quercus robur*-ass. vormt op droge, vrij humusarme en min of meer ontkalkte bodem van achter- en middenduinen het eindstadium in de successie. Spontaan schijnt de associatie zich onder de huidige omstandigheden slechts zeer langzaam te ontwikkelen.

Het areaal der associatie omvat gedeelten der meest landinwaarts gelegen duingordel (grauwe abeel als dominant, eik o.m. in het Oude Rijs), delen van de vallei Meijendel (den, eik, populier en berk), een aantal duinkoppen vnl. in de middenduinen (populier) en als meest westelijke voorpost het Koningsbos (overwegend den).

#### *b. Regionale verbreiding*

In haar meer typische vorm vindt men de *Convallaria-Quercus robur*-ass. op de kalkarme zandgronden van het oude duinlandschap. Differentiërend hiervoor zijn o.m. *Scilla non-scripta*, *Primula vulgaris*, *Ornithogalum umbellatum* en *Narcissus pseudo-narcissus* (VAN LEEUWEN & DOING KRAFT 1955; men zie in dit verband ook MELTZER 1940, WESTHOFF 1952: *Quercetum atlanticum* p.p. en DOING KRAFT 1958).

Op enigszins kalkhoudende bodem ontwikkelt zich de onder *a* beschreven *Polygonatum*-variant, waarvoor *Polygonatum odoratum*, *Asparagus officinalis*, *Cynoglossum officinale* en *Lithospermum officinale* differentiërend zijn. Meestal heeft men te maken met kunstmatige bossen in de jonge duinen van het Duin-district. Zeer terloops komt de gemeenschap ter sprake bij MELTZER (1941 p. 389). WESTHOFF & WESTHOFF-DE JONCHEERE (1942) geven er enige opnamen van



(duineikenbos bij Heemskerk en Velsen). Aanwijzingen omtrent het voorkomen bij Bergen en Bloemendaal geven BIJHOUWER (1926) en WESTHOFF & HOFFMANN (1950, 1951) resp. DOING KRAFT (1958). Het areaal binnen het Duindistrict is echter geenszins tot de genoemde plaatsen beperkt.

In het Waddendistrict neemt, in de analoge begroeiingen het aandeel der soorten uit het onderverbond *Vaccinio-Quercion* Van Leeuwen et Doing Kraft 55 msc. sterk toe, terwijl de elementen van het *Berberidion vulgaris* op de achtergrond treden of geheel ontbreken. In vele gevallen moet van een *Quercus robur*-*Betula verrucosa*-ass. worden gesproken (MELTZER 1940).

Een deel der duinbossen die men onder overeenkomstige omstandigheden in het Oostzeegebied aantreft behoort eveneens tot het *Vaccinio-Quercion*. Zo beschreef REGEL (1928) van de Baltische kust een „*Betuletum cladoniosum*”, een *Betula verrucosa*-bos, arm aan fanerogamen, dat zich op droge duingrond uit *Salix repens*-struweel ontwikkelt. Verwant hiermee zijn de spontane bossen van *Pinus sylvestris* in de duinen van Oost-Pruisen (PREUSS 1912, STEFFEN 1931). Dat daarnaast langs de Oostzeekust ook rijkere bostypen optreden blijkt uit de beschrijvingen van GRAEBNER (1910). *Convallaria majalis*, *Polygonatum odoratum* en *Maianthemum bifolium* werden door deze auteur nauwelijks elders in zulke hoeveelheden aangetroffen. *Quercus robur* vormt hier meestal slechts kreupelbosjes. Dergelijke eikenbosjes treden sporadisch in de duinen van W.-Jutland op en worden door WARMING (1918) opgevat als door mens en wind gedegenerende resten van vroeger bos.

De aanplantingen, veelal van *Pinus*-soorten, in talrijke duingebieden (Terschelling, Schoorl, Noordwijk, Jutland, Landes, Asturië) blijven hier buiten beschouwing.

## 20. CRATAEGUS MONOGYNA-BETULA PUBESCENS-ASS. (ASS. NOV.)

SYN. HIPPOPHAËTO-LIGUSTRETUM BETULETOSUM ALBAE MELTZER 41

### a. Floristische samenstelling, successie en lokale verbreiding

Herhaaldelijk kan men waarnemen hoe berk of ratelpopulier de *Hippophaë-Ligustrum*-ass. binnendringt. In valleien waar voldoende beschutting tegen de zeewind geboden wordt, kunnen deze soorten zich tot boom ontwikkelen. Ook meidoorn kan onder deze omstandigheden tot een kleine boom uitgroeien om dan samen met berk de boomlaag te vormen. In de valleien Meijendel, Kijfhoek en Bierlap, waar de berk ca. 10 m hoog wordt, blijft de meidoorn evenwel achter en vormt een tot 7 m hoge tweede etage. Hier gaan verspreid ook enige andere soorten in de boomlaag op: Gelderse roos, lijsterbes, zomereik en sporadisch wegedoorn.<sup>1)</sup> Zelfs ziet men hier en daar bijzonder krachtige exemplaren van de hondsroos, die, steunend tegen de stammen der bomen, tot aan het kronendak van berken of meidoorns reiken! Ook kamperfoelie dringt in enkele gevallen tot in de boomlaag door. Meestal bereikt deze liaan echter slechts de struiklaag of blijft in hoofdzaak – en daar uitsluitend vegetatief ontwikkeld – tot de kruidlaag beperkt. De meeste overige heesters houden bij deze successie tot duinbos stand in de struiklaag, zij het met verminderde vitaliteit. Vooral liguster kan hier een voorname plaats innemen. Duindoorn, als regel in de optimale fase van de *Hippophaë-Ligustrum*-ass. reeds door andere soorten verdrongen, ontbreekt daaren-

<sup>1)</sup> Een zeldzaam fors exemplaar met een stamdiameter van 40 cm treft men aan in de Kijfhoek.

tegen geheel. Nieuwe verschijningen zijn *Ribes sylvestre*, *R. uva-crispa* en *Humulus lupulus*.

Deze ontwikkeling tot duinbos geeft ook in de kruidlaag aanleiding tot belangrijke verschuivingen. In het algemeen valt een toename der klassekensoorten (*Querco-Fagetea*) waar te nemen: *Moehringia trinervia*, *Fragaria vesca*, *Geum urbanum* en *Viola riviniana* worden abundanter, terwijl *Listera ovata*, *Polygonatum multiflorum* en *Scrophularia nodosa* hun intrede doen. Meer spectaculair is het optreden van een groep van planten welke binnen de bosformatie kenmerkend zijn voor het *Alno-Ulmion*, b.v. *Arctium pubens*, *Glechoma hederacea*, *Melandrium rubrum* en *Urtica dioica*. Vaak wordt het aspect door deze soorten bepaald. Wanneer relatief veel licht tot de kruidlaag doordringt, zoals dit in een vrijwel zuiver berkenbos het geval kan zijn, treden grassen evenwel sterker op de voorgrond (zie ook onder 24).

Veelal neemt men in de kruidlaag een duidelijke gelaagdheid waar. *Urtica*, *Melandrium* en *Arctium*, eventueel bloeistengels van *Cirsium palustre* of *Valeriana officinalis*, reiken het hoogst, vaak tot in de struiketage. De tweede kruidlaag, 40-60 cm hoog, bezit een geringe sluiting. Men vindt hierin behalve kleine exemplaren der reeds genoemde soorten o.m. *Geum urbanum*, *Polygonatum odoratum*, *Mentha aquatica*, *Rubus caesius* en diverse *Gramineae*. In de laagste kruidlaag is *Moehringia* vaak dominant, soms *Glechoma*, waarnaast *Ajuga reptans*, *Fragaria vesca*, *Viola riviniana*, *V. hirta* benevens rozetten van *Cirsium palustre* aangetroffen worden. In deze weelderig ontwikkelde kruidlaag is geen plaats meer voor de graslandrelicten, die in de *Hippophaë-Ligustrum*-ass. nog regelmatig optreden. De moslaag, die een bedekking van 10% nooit overschrijdt, telt meestal 3-5 soorten (zie tab. 18).

TAB. 18. *Crataegus monogyna*-*Betula pubescens*-ass.

Subassociatie/Subassociation Nummer/Number of record	typicum					Mentha-				
	1	2	3	4	5 <sup>1)</sup> 2)	6	7 <sup>1)</sup>	8	9	10
Jaar/Year	52	52	52	56	53	54	53	57	52	57
Maand/Month	5	7	7	6	8	7	8	6	7	6
Vindplaats/Locality {	19	19	20	22	18	14	19	22	21	20
Oppervlakte in m <sup>2</sup> /Area in sq. ms.	94 <sup>8</sup>	94 <sup>7</sup>	94 <sup>8</sup>	93 <sup>8</sup>	92 <sup>8</sup>	94 <sup>7</sup>	92 <sup>8</sup>	93 <sup>8</sup>	94 <sup>8</sup>	93 <sup>7</sup>
Soortental/Number of species	60	50	50	75		50		100	55	100
	34	29	31	39	42	28	27	28	38	30
Boomlaag/Tree-layer										
Hoogte in m/Height in ms.	10	9	10	8	7	8	11	10	9	9
Bedekking in %/Cover in %	90	60	80	80	60	100	90	70	40	80
· <i>Crataegus monogyna</i>	+	2	2	2	+	3				2
· <i>Betula</i> sp. (* <i>pubescens</i> )	5*	3*	4*	+	4*	5*	5	4	3*	4
· <i>Populus tremula</i>				5						+
· <i>Quercus robur</i>		+				2				
· <i>Lonicera periclymenum</i>		+								+
Struiklaag/Shrub-layer										
Hoogte in m/Height in ms.	1.0	3.0	2.0	3.5	3.0	4.0	3.0	3.5	4.0	3.0
Bedekking in %/Cover in %	5	60	5	3	70	25	40	40	50	5
V a · <i>Prunus padus</i>	+						+			
· <i>Ligustrum vulgare</i>	+	4	+		4		3	3		+

<sup>1)</sup> Auteur/Author: A. Coops.

<sup>2)</sup> Expositie/Aspect N. Helling/Slope 25°.

TAB. 18. Vervolg/Continued

Subassociatie/Subassociation		typicum					Mentha-				
Nummer/Number of record		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
V	Viburnum opulus		+			+					
V	Sambucus nigra				r		r				
K	Euonymus europaea						+				+
	Crataegus monogyna		+	+		+	+		+		
	Betula pubescens		+					+	+	3	
	Rosa canina			+			2		+		
	Frangula alnus					+			+		
	Lonicera periclymenum		1		+	+	r	+	+	+	
Kruidlaag/Herb-layer											
Hoogte in m/Height in ms.		0.5	0.9	0.9	0.6	0.5	0.8	0.7	1.2	1.7	1.3
Bedekking in %/Cover in %		90	30	90	90	40	100	80	100	90	100
K a	Listera ovata	+				1	+	1			
K	Moehringia trinervia	2	2	3	1	2	5	3		+	+
K	Geum urbanum		1	+	+	+	+	+	+		+
K	Fragaria vesca	1	+	2	+	2		1		+	
K	Viola riviniana	1	1	1	+		+			1	
K	Ajuga reptans	1	1	+	r						+
K	Rubus caesius	+		1	+	2	+	+	1	1	2
	Urtica dioica	4	3	4	2		+	2	2	1	3
	Melandrium rubrum	2	2	1	r	+		r	1	r	2
	Poa trivialis		1	+	1			+	+		+
	Artium pubens	2	+	+		+	2				
	Galium aparine				2	1	+		+	+	
	Calamagrostis epigejos	1		+	3	1	+	+	+	2	+
	Valeriana officinalis	2	+	+	2		+		+	2	+
	Holcus lanatus	+	+	+	+				4	+	2
	Cynoglossum officinale	1	+	+	+		+	+			
K	Viola hirta	1	+	1	+		+				
K	Polygonatum odoratum	+			+	+					
K	Lithospermum officinale	1									
	Mentha aquatica						1	2	1	1	+
	Cirsium palustre	+						+	+	1	
	Lythrum salicaria						+		+	+	
	Festuca arundinacea								1		+
	Deschampsia cespitosa										+
	Epilobium montanum									1	
	Galium palustre							1			
	Ligustrum vulgare	r		+	+	+	+	2	1	3	
V	Viburnum opulus		+	r	+	+	+	+	+	+	+
	Lonicera periclymenum		+	+	+	+	+	+	+	1	
	Crataegus monogyna	+		+	2	+		+		+	
	Rosa canina		+		+	+		+		+	
	Quercus robur			+		+	r			+	
	Sambucus nigra	r			r		r				
	Populus tremula	r			2						
	Rosa rubiginosa		r							+	
	Sorbus aucuparia					+		+			
	Poa pratensis	+			1	+		+	+	2	
	Agrostis stolonifera		+		2					+	+
	Anthoxanthum odoratum	+			+				+		+
	Solanum dulcamara				+	+	+	+			
	Teucrium scorodonia	2	+	1						+	
	Ranunculus acris					+		+		+	

TAB. 18. Vervolg/Continued

Subassociatie/Subassociation Nummer/Number of record	typicum					Mentha-				
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<i>Stellaria media</i>		1		1		+				
<i>Glechoma hederacea</i>	2									2
<i>Geranium robertianum</i>					2					2
<i>Prunella vulgaris</i>						+			1	
Moslaag/Moss-layer										
Bedekking in %/Cover in %	5	10	10	3	40	1	5	10	10	10
V a · <i>Mnium undulatum</i>				+	2			2		+
K a · <i>Eurhynchium striatum</i>				+				+	+	
K a ? · <i>E. stokesii</i>	+		+				+		+	
a ? · <i>Brachythecium rutabulum</i>	1	2	2	+	1	+	1	1	+	+
a ? · <i>Mnium hornum</i>	+				+		+		+	
· <i>Pseudoscleropodium purum</i>		+	+		2		+	2	2	
· <i>Mnium affine</i>		+	+	+	+					2
<i>Lophocolea heterophylla</i>					+				+	

Addenda: No. 1 (Booml./Tree-l.) *Rhamnus cathartica* +; *Polygonum dumetorum* +, *Silene nutans* +, *Potentilla reptans* r. No. 2 *Veronica chamaedrys* +, *V. officinalis* +. No. 3 (Struikl./Shrub-l.) *Populus tremula* +; *Ribes sylvestre* +, *Polygonum dumetorum* +, *Scutellaria galericulata* +. No. 4 *Bryonia dioica* +, *Carex hirta* +, *Cerastium holosteoides* +, *Festuca rubra* +, *Veronica chamaedrys* +, *Carex arenaria* r. No. 5 (Struikl./Shrub-l.) *Rosa rubiginosa* 1; *Betula pubescens* +, *Polypodium vulgare* 1, *Cirsium vulgare* +, *Galium mollugo* +, *G. verum* +, *Pyrola rotundifolia* +, *Senecio jacobaea* +, *Taraxacum* sp. +, *Veronica officinalis* +; *Rhytidadelphus triquetrus* 1, *Dicranum scoparium* +, *Hylocomium splendens* +, *Plagiothecium denticulatum* +. No. 6 (Kruidl./Herb-l.) *Frangula alnus* r. No. 7 *Cirsium vulgare* +. No. 8 *Festuca rubra* +. No. 9 *Carex arenaria* 1, *Luzula campestris* subsp. *multiflora* +, *Myosotis arvensis* +, *Potentilla erecta* +, *Ranunculus repens* +, *Taraxacum* sect. *Vulgaria* +. No. 10 (Struikl./Shrub-l.) *Rosa dumetorum* +, *Bryonia dioica* +; *Dactylis glomerata* 1.

Het *Quercion robori-petraeae* is met enige soorten in de Wassenaarse *Crataegus-Betula*-ass. vertegenwoordigd. *Lonicera periclymenum*, weliswaar minder abundant dan in de *Convallaria-Quercus robur*-ass., is constant. *Teucrium scorodonia* bereikt zelfs een optimum binnen de associatie. *Betula verrucosa*, in de valleien de minst algemene der beide berkesoorten,<sup>1)</sup> is geenszins zeldzaam. Bovendien wordt *Frangula alnus* nu en dan in de gemeenschap gevonden.

*Prunus padus*, *Listera ovata*, *Polygonatum multiflorum*, *Scrophularia nodosa* (?), *Mnium undulatum* en *Eurhynchium striatum* vormen de lokale kensoorten. Daarenboven legt *Lithospermum officinale* enige voorkeur voor de associatie aan de dag. Hoewel niet uitgesproken zeldzaam is geen van de genoemde fanerogamen algemeen.

Binnen de *Crataegus monogyna-Betula pubescens*-ass. wordt onderscheid gemaakt in een tweetal subassociaties:

(a) Typische subass.. Een relatief optimum bereiken de kruidachtige vertegenwoordigers van het *Berberidion*; hiervan treden *Asparagus officinalis* en *Polygonatum odoratum* nog slechts incidenteel in de volgende subassociatie op.

(b) Subass. met *Mentha aquatica*. Differentiërend zijn soorten die algemeen

<sup>1)</sup> Ook exemplaren die het midden houden tussen *Betula verrucosa* en *B. pubescens* komen meer dan eens voor.

als indicatoren voor een vochtig edafisch milieu gelden, t.w. *Mentha aquatica*, *Lythrum salicaria*, *Cirsium palustre*, *Epilobium montanum*, *Festuca arundinacea*, *Scutellaria galericulata* en enige zeldzamere soorten. Opgemerkt moet worden dat *Cirsium palustre* ook wel in het *typicum* voorkomt, maar minder abundant en zonder dat het bloeistadium bereikt wordt. Het optreden van *Holcus lanatus* als (co)dominant blijft tot deze subassociatie beperkt. De *Berberidion*-kruiden ontbreken in de subassociatie met *Mentha* vaak geheel. De elders opgedane ervaring dat *Valeriana officinalis* in duingebieden ook op relatief droge bodem op kan treden (zie b.v. WESTHOFF & HOFFMANN 1951), wordt in het terrein van onderzoek bevestigd. Wel zijn de planten in vochtige bossen krachtiger ontwikkeld en is de bloei er rijker.

Zowel in de typische subass. als in die met *Mentha* ligt het freatisch niveau op te grote diepte om voor de kruiden van betekenis te zijn (toestand vóór 1956). Toch is gebleken dat het optreden van de differentiërende soorten der subass. met *Mentha* samengaat met een gunstiger vochthuishouding van de bodem (BOERBOOM 1957 msc.). Aangenomen moet worden dat deze in verband staat met de humustoestand.

Het blijkt dat een sterke vertegenwoordiging van meidoorn in boom- of hoge struiklaag als regel gepaard gaat met massale ontwikkeling van enige uitgesproken nitrofielen, zoals *Urtica* en *Glechoma*. Bij alleenheerschappij van de meidoorn vormen deze kruiden veelal facies. Dit gaat uiteraard ten koste van de meeste andere soorten, zodat weliswaar zeer weelderige, maar betrekkelijk soortenarme begroeiingen ontstaan. Onder meer laten *Calamagrostis epigejos*, *Valeriana officinalis* en de kruidachtige vertegenwoordigers van het *Berberidion* onder deze omstandigheden verstek gaan (tab. 19).

TAB. 19. *Crataegus monogyna*-*Urtica dioica*-*Glechoma hederacea*-soc. (oude meidoornhagen/old hawthorn-hedges)

Numer/Number of record	1	2	3
Jaar/Year	58	58	58
Maand/Month	8	10	8
Vindplaats/Locality	21	21	19
	93 <sup>a</sup>	93 <sup>a</sup>	93 <sup>a</sup>
Oppervlakte in m <sup>2</sup> /Area in sq.ms.	50	35	50
Soortental/Number of species	14	15	14
Boomlaag/Tree-layer			
Hoogte in m/Height in ms.	8	6	6
Bedekking in %/Cover in %	100	100	100
<i>Crataegus monogyna</i>	5	5	5
<i>Bryonia dioica</i>	2		
<i>Humulus lupulus</i>		2	
<i>Euonymus europaea</i>		2 <sup>b</sup>	
<i>Rosa canina</i>		+ <sup>1)</sup>	
Kruidlaag/Herb-layer			
Hoogte in m/Height in ms.	1.2	0.9	0.7
Bedekking in %/Cover in %	100	80	90
<i>Urtica dioica</i>	5	2	3
<i>Melandrium rubrum</i>	2	2	3

<sup>1)</sup> Langs rand. Hoogte - 3 m./Along border. Height - 3 ms.

TAB. 19. Vervolg/*Continued*

Nummer/Number of record	1	2	3
<i>Glechoma hederacea</i>	4	4	2
<i>Galium aparine</i>	+		+
<i>Poa trivialis</i>		+	1
<i>Moehringia trinervia</i>	2	+	+
<i>Geum urbanum</i>	1	+	
<i>Holcus lanatus</i>		r	+
<i>Rubus caesius</i>	+		+
<i>Ligustrum vulgare</i>		+	
<i>Sambucus nigra</i>	+		
Moslaag/ <i>Moss-layer</i>			
Bedekking in %/ <i>Cover in %</i>	1	1	1
<i>Mnium affine</i>	+		+
<i>M. undulatum</i>		+	

Addenda: No. 1 (*Booml./Tree-l.*) (*Populus tremula*, *Alnus glutinosa*); *Populus tremula* l, *Poa pratensis* +. No. 2 (*Booml./Tree-l.*) (*Betula pubescens*); *Rosa canina* +, *Carex arenaria* r. No. 3 (*Booml./Tree-l.*) (*Salix aurita* × *cinerea*); *Hippophaë rhamnoides* r, *Agrostis stolonifera* +, *Asparagus officinalis* r.

Deze *Crataegus-Urtica-Glechoma*-sociaties herinneren sterk aan de hagen die in het binnenland bij de bossen van het *Alno-Ulmion* aansluiten (*Sambucus nigra-Prunus spinosa*-ass.). Afgezien van de grotere afmetingen van de meidoorn (bomen tot 50 cm dik en 8 m hoog vormen geen uitzondering) wijken zij hiervan vnl. af door het ontbreken der voor het *Rubion subatlanticum* Tx. 52 kenmerkende *Rubus*-soorten. Men zou deze begroeiingen echter als fragment van de *Sambucus-Prunus*-ass. kunnen beschouwen. Interessant hierbij is dat men in vele gevallen inderdaad met oude, uitgegroeide heggen te maken heeft (COOPS & TEN ZELDAM-HARTELUST 1953, BOERBOOM & COOPS 1959). Een tweetal opmerkelijke soorten der oude meidoornhagen zijn *Bryonia dioica* en *Humulus lupulus*. Beide lianen spreiden hier een weelderige groei ten toon. De heggerank kan in de nazomer tot in de toppen der hoogste meidoorns reiken. Hop is minder algemeen en wordt slechts in een gedeelte van de Bierlap (maar daar massaal) aangetroffen.

Als oorzaak van het nitrofiële karakter der meidoornrijke duinbossen kan in het algemeen de omstandigheid aangemerkt worden dat talrijke, op bessen beluste vogels de meidoorns bezoeken en hun feces op de bodem achterlaten. Bovendien drukt de dichte schaduw, die de meidoorn op de bodem werpt, een stempel op de ondergroei. Daarnaast zal bij de oude meidoornhagen de eutrofiërende invloed van de mens van betekenis geweest zijn. Van elders is het voorkomen van duinberkenbos met rijke ondergroei op oude vuilstortingen bekend (WESTHOFF & HOFFMANN 1951).

Een bijzonder fraaie illustratie van het vogelbezoek aan meidoorns kan men in de Bierlap vinden. Op verschillende plaatsen ontwikkelt zich hier onder en rond de buitenrand van oude meidoorns een gordel van jonge kardinaalsmuts, waarvan de zaden ongetwijfeld door vogels worden aangevoerd (tab. 19 no. 2). Het ziet er naar uit dat in de toekomst de kardinaalsmuts een voornamere plaats in de bossen en struwelen der achterduinen zal gaan innemen – zoals dit thans b.v. reeds bij Bloemendaal het geval is (zie 18b).

Hoewel van de geschetste successie van *Hippophaë-Ligustrum*-ass. tot *Crataegus-Betula*-ass. op ettelijke plaatsen in het duin voorbeelden te vinden zijn, moet

de ontstaanswijze van althans een deel der berkenbossen in de valleien Kijfhoek en Bierlap in een andere richting gezocht worden. Vooral in de Bierlap zijn vele terreinen in de vorige eeuw in cultuur geweest (BOERBOOM & COOPS 1959). Verschillende factoren (ondergroei, leeftijd der bomen) wijzen erop dat de berk zich hier na beëindiging van de cultuur zonder voorafgaand struweelstadium gevestigd heeft. Maar ook het merendeel der overige berkenbossen heeft zich ontwikkeld in een ander edafisch milieu dan het huidige, zodat omtrent de syngenese ervan weinig met zekerheid valt te zeggen. Men zie voor één en ander MELTZER (1941), WESTHOFF (1952) en BOERBOOM (1958c en d).

Het massale voorkomen van zachte berk op de enigszins vochtige maar kalkhoudende bodem der duinvalleien langs de Hollandse kust valt slecht te rijmen met de elders opgedane oecologische ervaringen omtrent deze soort (vgl. Algemene inleiding c sub (2)). VAN LEEUWEN & DOING KRAFT (1955) willen de berk hier opvatten als voorloper, die op den duur het veld moet ruimen voor andere loofhoutsoorten. Uiteindelijk zou zich een bos van eik, es, esdoorn, iep en abeel kunnen vormen, zoals men dat op jonge, kalkrijke rivierafzettingen, b.v. overslaggronden, aantreft (*Fraxinus-Ulmus carpini*folia-ass.). De genoemde auteurs delen de duinberkenbossen voorlopig bij deze associatie in. WESTHOFF (1952) haalt enige voorbeelden aan, waar een successie tot eikenbos te bespeuren valt, w.o. de Kijfhoek. Toch neemt men van een ontwikkeling in deze zin meestal weinig waar. Ondanks de door deze auteurs aangevoerde geringe verbreidingsmogelijkheden van o.m. de eik vindt men in de kruidlaag der berkenbossen geregeld jonge eiken (zie ook JESWIET 1913, WESTHOFF 1953). Waarschijnlijk zijn de eikels aangevoerd door dieren vanuit naburige eikenbosjes of recent aangelegde cultures – waar veelal eikels worden uitgelegd. In de struiklaag is de eik reeds aanmerkelijk minder algemeen. In de boomlaag treft men hem in weinige exemplaren aan, welke bovendien merendeels ouder zijn dan de omringende berken. Esdoorn, op verschillende plaatsen in de duinen ingevoerd, produceert in de naaste omgeving van de moederbomen talrijke kiemplanten, maar vestigt zich vrijwel nooit in het berkenbos. De oude (aangeplante) es in het noorden van de Bierlap zaait zich niet in de omringende berkenbossen uit. Het is mogelijk dat de successie wordt tegengehouden door konijnen.

Toch houdt het berkenbos zich op vele plaatsen niet in stand. De berken bereiken in de duinen een geringe leeftijd. Debet hieraan is vooral de zeewind, maar ook de wijzigingen in de grondwaterstand hebben een ongunstige invloed (VAN VLIET e.a. 1955). Men vindt dan ook steeds vrij veel afstervende en dode berken in het duin.<sup>1)</sup>

Door de afnemende sluiting in het kronendak wordt de grasgroei in sterke mate bevorderd. Vooral *Calamagrostis epigejos* kan zich ten koste der mesofiele kruiden uitbreiden en tenslotte een dichte zode vormen (zie 24). De natuurlijke verjonging van de berk blijft onder deze omstandigheden geheel achterwege. Wel kan het meestal nog aanwezige struikgewas tot nieuwe ontwikkeling komen, hetgeen wederom tot een struweelstadium leidt (*Hippophaë-Ligustrum*-ass.).

Plaatselijk wordt de plaats van afstervende berken ingenomen door *Populus tremula*. Ook dringt deze soort, zich vegetatief uitbreidend, in gesloten berkenbos binnen. Evenmin als de berk bereikt de ratelpopulier een hoge ouderdom. De boom blijft laag en vormt veel dood hout. In de kruidlaag vindt men steeds

<sup>1)</sup> Uit oude geschriften blijkt wel dat dit verschijnsel in vroeger eeuwen ook reeds de aandacht trok (BOERBOOM 1958d).

wortelopslag. Hieruit kan na afsterven van de heersende bomen het bos zich regenereren.

De *Crataegus-Betula*-ass. bereikt zijn grootste uitgestrektheid en fraaiste ont-plooiing in Bierlap en Kijfhoek. In enige kleinere valleien van de middenduinen vindt men eveneens fraaie voorbeelden. In Meijndel ontwikkelt de gemeenschap zich minder rijk.

#### b. Regionale verbreiding

De *Crataegus monogyna-Betula pubescens*-ass. is slechts bekend van Nederland, waar de gemeenschap zich beperkt tot het jonge duinlandschap van het Duindistrict (BUHOUWER 1926, VAN SOEST 1937, MELTZER 1941, WESTHOFF e.a. 1942, 1946, WESTHOFF & WESTHOFF-DE JONCHEERE 1942, WESTHOFF & HOFFMANN 1950, 1951, MÖRZER BRUIJNS & WESTHOFF 1951, WESTHOFF 1953, VAN LEEUWEN & DOING KRAFT 1955, DOING KRAFT 1957b, 1958). De associatie treedt hier op in de niet te vochtige valleien van midden- en achterduinen (grondwaterspiegel althans in de meeste gevallen voor de kruiden onbereikbaar).

De regionale verschillen in botanische samenstelling zijn gering en bepalen zich in hoofdzaak tot het lokale optreden van min of meer zeldzame soorten: *Neottia nidus-avis* bij Bergen, *Viola odorata* op Voorne. In regionaal verband valt voor het Wassenaarse meidoorn-berkenbos de relatief sterke representatie van soorten uit het *Quercion robori-petraeae* op.

### 21. ALNION GLUTINOSO-INCANAE OB. 53

De enkele bosjes die tot het onderverbond *Alnion glutinoso-incanae* worden gerekend, wijken in de hoogste etages slechts onbetekenend van de *Crataegus monogyna-Betula pubescens*-ass. af. Ook hier domineert in de boomlaag de berk, op één plaats de ratelpopulier, terwijl in de goed ontwikkelde struiklaag *Prunetalia*-heesters de toon aangeven. De kruidlaag biedt echter een ander aanzien. Zij wordt beheerst door enige hoog opschietende soorten, waarvan *Eupatorium cannabinum* en *Valeriana officinalis* de meest opvallende zijn. Behalve *Eupatorium* zijn ten opzichte van de *Crataegus-Betula*-ass. differentiërend *Angelica sylvestris* en *Scirpus sylvaticus* – twee ter plaatse zeldzame soorten, die vóóordat de gevolgen van de waterinfiltratie zich deden gevoelen uitsluitend in vegetatieve toestand werden aangetroffen.<sup>1)</sup> Daarnaast treden tevens andere soorten van min of meer vochtige bodems op, zoals *Mentha aquatica* en *Epilobium montanum*.

De toename der vochtindicatoren in verhouding tot de vorige gemeenschap gaat gepaard met een afname van de klassekensoorten en van de differentiërende soorten van het verbond (*Alno-Ulmion*) – een ontwikkeling die binnen de *Crataegus-Betula*-ass. ook reeds viel te bespeuren. Desondanks zijn beide soortengroepen nog steeds duidelijk vertegenwoordigd, de eerste in hoofdzaak door *Moehringia trinervia* (soms dominant in de onderste kruidlaag), *Fragaria vesca*, *Geum urbanum* en *Viola riviniana*; de tweede door *Urtica dioica* en *Galium aparine*.

Wat betreft de kruidengroei sluiten de bewuste bosjes der Wassenaarse duinen binnen het *Alnion glut.-inc.* ongetwijfeld het nauwste aan bij het zg. *Macrophorbieto-Alnetum* Lemée 37 – een associatie van natte zandbodems, die onder meer langs de binnenduinrand op de natste plaatsen der oude strandvlakte optreedt (VAN LEEUWEN & DOING KRAFT 1955). In de hogere etages bestaat daarentegen

<sup>1)</sup> In de zomer van 1958 bezat *Angelica* in de in tab. 20 no. 1 weergegeven begroeiing enige tot 2,4 m reikende bloeistengels!



weinig overeenstemming, aangezien in het *Macrophorbieta-Alnetum* es en els als regel domineren en diverse wilgesoorten voorkomen.

Evenals bij de *Crataegus-Betula*-ass. lag vóór 1955 het freatisch niveau in de tot het *Alnion glut.-inc.* te rekenen duinbosjes over het algemeen te diep om van betekenis voor de kruidenvegetatie te zijn. Bij een serie vochtbepalingen na een periode van aanhoudende droogte werd echter in één geval bij toenemende diepte (-1 m) een duidelijke stijging van het veldvocht gemeten (tab. 20 no. 1). Ook de aanwezigheid van talrijke gley-vlekken maakte het hier waarschijnlijk dat een ondoorlatende laag stagnatie in de afvloeiing van het grondwater veroorzaakte. Voorts bleek dat steeds het vochtgehalte van de bovenste bodemhorizont (0-15 cm) in deze bossen relatief hoog was. Waarschijnlijk moet dit in verband worden gebracht met het humusgehalte en de structuur van deze horizont (BOERBOOM 1957 msc.).

TAB. 20. *Alnion glutinoso-incanae*, *Salicion albae* & *Alnion glutinosae*

Gemeenschap/Community Nummer/Number of record	Alnion glutinoso-incanae			Salicion albae			Alnion glutinosae	
	1	2	3	4	5	6	7	8
Jaar/Year	52	56	56	59	59	59	56	58
Maand/Month	7	7	7	8	8	8	6	8
Vindplaats/Locality	14	15	15	14	14	14	28	21
	92 <sup>7</sup>	94 <sup>8</sup>	94 <sup>8</sup>	98 <sup>2</sup>	98 <sup>2</sup>	98 <sup>1</sup>	93 <sup>5</sup>	93 <sup>8</sup>
Oppervlakte in m <sup>2</sup> /Area in sq. ms.	35	65	70	40	50	100	75	50
Soortental/Number of species	34	30	33	22	16	11	29	22
Boomlaag/Tree-layer								
Hoogte in m/Height in ms.	7	8	8	7	10	16	8	9
Bedekking in %/Cover in %	20	70	70	100	95	70	30	90
<i>Crataegus monogyna</i>	+		+					
<i>Malus sylvestris</i>			2					
<i>Betula pubescens</i>	2	4	4		3		2 <sup>01)</sup>	
<i>B. verrucosa</i>			+	+			+ <sup>01)</sup>	
<i>Salix alba</i>				4	2	4		
<i>S. cinerea</i>				2	+	+		
<i>Populus alba</i>				2	2			
<i>P. tremula</i>								4
<i>Alnus glutinosa</i>								3
Struiklaag/Shrub-layer								
Hoogte in m/Height in ms.	4.5	2.5	2.5	2.5	2.0	6	2.5	2.5
Bedekking in %/Cover in %	80	10	100	5	40	2	10	10
<i>Sorbus aucuparia</i>	+		r					
<i>Rosa rubiginosa</i>	+	+						
<i>R. canina</i>	+						r	
<i>Ligustrum vulgare</i>		+	5	+	3 <sup>0</sup>	+	+	r
<i>Crataegus monogyna</i>	2	r	+	+			+	
<i>Betula pubescens</i>	4	2					+	
<i>Lonicera periclymenum</i>		r	+				+	
<i>Salix repens</i>				+ <sup>0</sup>				
<i>S. cinerea</i>				+		+	+	
<i>Populus tremula</i>								2
<i>Alnus glutinosa</i>								+
Kruidlaag/Herb-layer								
Hoogte in m/Height in ms.	1.2	1.5	1.5	1.5	1.7	2.5	0.8	1.2
Bedekking in %/Cover in %	90	100	40	80	90	100	100	100
<i>Moehringia trinervia</i>	4	4	2					r
<i>Fragaria vesca</i>	1	+	+				+	

<sup>1)</sup> Enige exemplaren *Betula* sp. †./Some specimens of *Betula* sp. †.

TAB. 20. Vervolg/Continued

Gemeenschap/Community Nummer/Number of record	Alnion glutinoso-incanae			Salicion albae			Alnion glutinosae	
	1	2	3	4	5	6	7	8
Geum urbanum	r	+	+		+			
Viola riviniana		1	+				+	
Torilis japonica		1	1					
Prunella vulgaris		r	+					
Valeriana officinalis	2	2	+					+
Epilobium montanum	+	+	+					
Cirsium palustre	1	+	+				r	
Scirpus sylvaticus	2							
Angelica sylvestris	+							
Rosa canina	+		+	+				
R. rubiginosa	+	r						
Ligustrum vulgare	1	+	+				+	
Eupatorium cannabinum	1	5	2	2	2	2		
Urtica dioica	1	2	2	3		3		
Galium aparine	2	1	1	1	1			
Poa trivialis	+	r	r		+			
Solanum dulcamara		+		1	2	+		r
Lycopus europaeus				2	+			
Epilobium hirsutum						4		
Phragmites communis				1	2	1	2	
Calamagrostis canescens							2	4
Carex trinervis							2	
Lysimachia vulgaris							1	
Rubus caesius	2	1	1	2	2		2	1
Calamagrostis epigejos	+	+	+	2	1		+	2
Agrostis stolonifera	+	r	+					+
Mentha aquatica	2	1	+				2	
Equisetum arvense				2		+		
Holcus lanatus	+							2
Crataegus monogyna	+	1	1		+		+	r
Lonicera periclymenum	+	+		+			1	
Quercus robur	r		r		+		r	
Viburnum opulus	+	r					+	r
Sorbus aucuparia		+						r
Moslaag/Moss-layer								
Bedekking in %/Cover in %	1	1	1	1			3	1
Brachythecium rutabulum	1	+					+	+
Pseudoscleropodium purum	+		r				1	
Eurhynchium stokesii		r	1					
Lophocolea sp. (*heterophylla)		+*	+*	1				

Addenda: No. 1 *Geranium robertianum* 2, *Festuca arundinacea* 1, *Arctium pubens* +, *Cardamine pratensis* +, *Lythrum salicaria* +, *Scutellaria galericulata* +. No. 2 (Booml./Tree-l.) *Lonicera periclymenum* r; (struikl./shrub-l.) *Viburnum opulus* +; *Cirsium vulgare* +, *Euonymus europaea* r. No. 3 (Booml./Tree-l.) *Populus canescens* 2; (struikl./shrub-l.) *Rosa dumetorum* +; (kruidl./herb-l.) *Hippophaë rhamnoides* r. No. 4 *Cirsium arvense* +, *Pastinaca sativa* +. No. 5 (Kruidl./Herb-l.) *Populus alba* +. No. 6 *Poa pratensis* +, *Dryopteris filix-mas* r. No. 7 (Struikl./Shrub-l.) *Hippophaë rhamnoides* +, *Betula verrucosa* r; *Luzula campestris* subsp. *congesta* +, *Poa pratensis* +, *Pyrola rotundifolia* +, *Taraxacum* sp. +, *Veronica officinalis* +, *Cerastium holosteoides* r, *Rumex acetosa* r. No. 8 *Polygonum convolvulus* +, *Teucrium scorodonia* +, *Frangula alnus* +, *Populus tremula* +; *Mnium affine* 1, *M. undulatum* +.

Het *Alnion glutinoso-incanae* treft men slechts zeer lokaal in het onderzochte duingebied aan (Koninginnebos, Rozenbos). De begroeiingen kunnen zich ontwikkeld hebben uit de *Hippophaë-Ligustrum*-ass. (vochtiger vorm dan in de jaren voorafgaande aan 1955 aangetroffen werd). Het is waarschijnlijk dat het areaal zich onder invloed van de thans plaats vindende bevoeiing zal uitbreiden.

Hoewel overeenkomstige berkenbossen als waarvan hier sprake is ook elders aangetroffen worden in duingebieden die niet te zeer aan verdroging onderhevig waren, zijn mij er geen beschrijvingen van bekend.

## 22. SALICION ALBAE OB. 53

In een tot nabij het grondwater uitgegraven vallei, grenzend aan de eveneens kunstmatige „Plas”, bevindt zich een opgaand bos van schietwilg (meestal dominant), grauwe wilg, abeel en zachte berk. De kruidlaag onderscheidt zich van die der *Alno-Ulmion*-gemeenschappen door het algemene optreden van *Phragmites communis*, *Lycopus europaeus* en *Solanum dulcamara*, terwijl bovendien plaatselijk een facies van *Epilobium hirsutum* wordt aangetroffen. Aan de andere kant ontbreken vele soorten (echter niet alle, zie tab. 20), die voor de *Quercu-Fagetea* kenmerkend zijn, zoals *Moehringia trinervia*, *Fragaria vesca* en *Viola riviniana*. De grootste verwantschap vertoont dit bos met het *Salicion albae*, een verbond dat de bossen der drasse, periodiek overstroomde bodems langs rivieren en beken omvat (OBERDORFER 1953, TÜXEN 1955, VAN LEEUWEN & DOING KRAFT 1955, 1959).

Het milieu van het wilgen-abelen-bos der Wassenaarse duinen echter wijkt belangrijk af doordat hier de bodem niet regelmatig onder water komt. Deze omstandigheid weerspiegelt zich in de botanische samenstelling van het bos. Zo kan men nog steeds enige *Prunetalia*-heesters (*Crataegus*, *Ligustrum*, *Hippophaë*) aantreffen, hoewel het duidelijk is dat de planten aan vitaliteit hebben ingeboet. Een ander opmerkelijk verschijnsel is de voorname plaats in dit bos van *Eupatorium cannabinum*, een soort die de periodieke inundaties waarschijnlijk niet verdraagt en die daarom elders in het *Salicion* ontbreekt. Hetzelfde geldt voor *Calamagrostis epigejos* en *Rubus caesius*.

Verschillende omstandigheden duiden erop dat in dit duingebied althans een deel van het wilgenbos zich ontwikkeld heeft via een struweel van duindoorn en kruipwilg met veel *Phragmites*, *Lycopus* en *Solanum*. Langs één zijde bevindt zich nog een dergelijk struikgewas, meer dan manshoog, waarin schietwilg zich reeds heeft gevestigd.

TÜXEN rekent het *Salicion albae* tot de *Alnetea glutinosae*. Door OBERDORFER wordt het *Salicion* als onderverbond onder het *Alno-Ulmion* (*Quercu-Fagetea*) gerangschikt. Ook VAN LEEUWEN & DOING KRAFT (1959) brengen het *Salicion* bij de *Quercu-Fagetea* onder, maar kennen er een zelfstandige plaats naast het *Alno-Ulmion* aan toe. Deze indeling werd in het overzicht van p. 10 gevolgd.

## 23. ALNION GLUTINOSAE (MALC. 29) MEYER DR. 36

### a. Floristische samenstelling en lokale verbreiding

Een goed ontwikkeld *Alnion glutinosae* treft men in de Wassenaarse duinen niet aan. Een zekere verwantschap met dit verbond vertonen de enkele begroeiingen die in het voorgaande onder het *Alnion glutinoso-incanae* en het *Salicion albae* werden gerangschikt. Daarin nemen de soorten der *Quercu-Fagetea* even-

wel nog een min of meer voorname plaats in. In enige bosjes van berk of ratel-populier treden deze sterk op de achtergrond, terwijl mede hierdoor de relatie tot het *Alnion glutinosae* duidelijker aan de dag komt (tab. 20 no. 7 en 8). De elselve, die enkele malen optreedt, werd echter hoogst waarschijnlijk aangeplant.

De struiklaag van deze bosjes is zwak ontwikkeld. In de kruidlaag bevinden zich meestal enige der kenmerkende soorten: *Calamagrostis canescens*, *Carex panicea*, *C. trinervis*, *Galium uliginosum*, *Lysimachia vulgaris*, *Molinia caerulea* en *Phragmites communis*.

Al deze soorten zijn thans min of meer zeldzaam, van *Lysimachia* is mij zelfs slechts één vindplaats bekend. Men mag echter aannemen dat zij eertijds, toen in dit duingebied hogere grondwaterstanden optraden, veel algemener waren (BOERBOOM 1958a). Zij hebben zich over het algemeen slechts op enkele, relatief vochtige plaatsen kunnen handhaven. Alleen *Molinia* en *Phragmites* bezitten buiten hun optimaal edafisch milieu nog een aanzienlijke concurrentiekracht, waardoor zij ook hier en daar op drogere groeiplaatsen stand konden houden. Misschien moet aan deze opsomming nog worden toegevoegd *Luzula campestris* subsp. *congesta*, welk taxon slechts éénmaal aangetroffen werd (no. 7), doch dat gemakkelijk over het hoofd gezien kan worden.

Soms gaan de genoemde soorten vergezeld van enkele andere hygrofiele, zoals *Mentha aquatica*, *Cirsium palustre*, *Lythrum salicaria*, *Scutellaria galericulata* of *Lycopus europaeus*. Overigens kan men planten met sterk uiteenlopende oecologische eisen aantreffen, in welke omstandigheid zich het weinig uitgebalanceerde milieu weerspiegelt. De heterogeniteit van de begroeiingen, hun vaak zeer beperkte omvang en het feit dat zij onderling in floristische samenstelling sterk afwijken, sluiten een verdere karakterisering uit. Men raadplege tab. 20.

De bewuste bosjes leggen de grootste verwantschap aan de dag met de *Betula pubescens*-*Salix aurita*-ass. (syn. *Betuleto-Salicetum* MEYER Dr. 36).

Begroeiingen van het *Alnion glutinosae* waren vroeger (tot ca. 1900) in de Wassenaarse duinen ongetwijfeld minder zeldzaam. De weinige fragmenten, die men thans nog van dit verbond terugvindt, beperken zich vrijwel tot de Bierlap en enige laag gelegen valleien in het achterduin nabij de Wassenaarse Watertoren. De infiltratie van het gebied met zoetwater biedt waarschijnlijk ook aan deze vegetaties nieuwe mogelijkheden.

#### b. Regionale verbreiding

Het *Alnion glutinosae* is in de Nederlandse duinstrook door verschillende gemeenschappen vertegenwoordigd. De meeste van deze bossen rekent men tot de *Betula pubescens*-*Salix aurita*-ass., waarvan een vorm met *Carex trinervis*, *Rubus caesius* en *Salix repens* subsp. *arenaria* specifiek is voor de duinen (MELTZER 1940, 1941, WESTHOFF e.a. 1942, 1946, WESTHOFF 1952, VAN LEEUWEN & DOING KRAFT 1955). Verbreed zowel in Wadden- als Duindistrict is de associatie in de duinen van het vasteland allengs zeldzamer geworden en vaak niet meer dan fragmentair ontwikkeld. Relatief goede voorbeelden troffen WESTHOFF & HOFFMANN (1950, 1951) aan in de Verbrande Pan bij Bergen („arm nat duinberkenbos met *Alnion*-soorten”). De auteurs maken voor het zuidelijke (kalkrijker) deel gewag van een vorm met *Berberidion*-soorten, enigszins overeenkomend met de *Alnion*-fragmenten der Wassenaarse duinen.

De *Alnus glutinosa*-ass. (syn. *Alnetum glutinosae* MEYER Dr. 36) is in het jonge duinlandschap uiterst zeldzaam. In haar fraaiste vorm vindt men de gemeenschap waarschijnlijk op Voorne.

Beschrijvingen van GRAEBNER (1910), PREUSS (1912) en REGEL (1928) duiden

op de aanwezigheid van de *Betula pubescens*-*Salix aurita*-ass. in de duinen van de Oostzeekust. Op de bosarmoede der Belgische duinen werd reeds de aandacht gevestigd. In de vochtige pannen plant men elzen, dat kan leiden tot een installatie der *Alnus glutinosa*-ass. (MASSART 1908, DUVIGNEAUD 1947, LAMBINON 1956).

#### 24. DEGENERATIESTADIA VAN BERKENBOSSEN

Berken worden in de duinen over het algemeen niet oud. Zware exemplaren treft men slechts sporadisch aan en dan meestal in gemengde opstanden, b.v. plaatselijk in de vallei Meijendel met eik en populier. Als regel ziet men echter dat de boom reeds in de top gaat afsterven voordat forse afmetingen worden bereikt. Ook lager in de kroon vormt zich dan dood hout. Omdat dit verschijnsel zich niet incidenteel maar vaak pleks- of zonegewijs voordoet kan een aanvankelijk redelijk gesloten bos in weinig jaren een holle stand aannemen. De vitaliteitsvermindering van de berk gaat vaak gepaard met een aantasting door houtzwammen (o.a. berkenzwam, *Piptoporus betulinus* (Bull. ex Fr.) Karst.). Uiteindelijk volgt meestal een volledig afsterven van de boom. In enkele gevallen blijft evenwel het basale gedeelte van de stam in leven en ontwikkelen zich daar jonge twijgen. Doordat de dode stamgedeelten nog jaren lang overeind kunnen blijven ontstaat een zonderling berkenstruweel. De vegetatie weergegeven onder tab. 21 no. 1 (permanent proefperk 9 in de Kijfhoek) heeft zich de laatste jaren tot een dergelijk struweel ontwikkeld.

De afnemende sluitingsgraad van het kronendak en de eventuele hiermee correlerende wijzigingen die zich in het edafisch milieu voltrekken, blijven in bossen met een matig tot zwak ontwikkelde struiklaag niet zonder gevolgen voor de kruidenbegroeiing. Enige ombrofyten ruimen reeds spoedig het veld (*Melandrium rubrum*, *Urtica dioica*, *Geum urbanum*). Hun plaats wordt ingenomen door het zich krachtig uitbreidende duinriet (*Calamagrostis epigejos*) en een aantal graslandplanten (*Poa pratensis*, *Carex arenaria*, *Galium verum* etc.). Minder gevoelige bosplanten en soorten die door hun geringe hoogte meer beschutting tegen het direct invallende zonlicht genieten, kunnen zich nog lange tijd na het volledig afsterven der bomen handhaven (tab. 21: bosrelicten). Daarenboven leggen verschillende soorten een zekere voorkeur voor deze degeneratiestadia van het berkenbos aan de dag, nl. *Prunella vulgaris*, *Veronica officinalis*, *Hieracium umbellatum* en – speciaal wanneer enig dwergstruweel aanwezig is – *Inula conyza*, *Cirsium arvense*, *Hypericum perforatum* en *Linaria vulgaris*.

Voor al de laatste tijd heeft het afsterven van berkenbos sterk de aandacht getrokken. Waarschijnlijk dienen verschillende omstandigheden ter verklaring van dit verschijnsel te worden aangevoerd. In de eerste plaats moet het voor boomgroei weinig gunstige klimaat der duinstreek aansprakelijk worden gesteld voor het feit dat de berk hier geen hoge ouderdom bereikt. Hoe geringer de afstand tot het strand, des te sterker doen zich de ongunstige klimaatsfactoren gevoelen. De berken der achterduinen worden dan ook reeds aanmerkelijk ouder dan die der voorduinen. Van betekenis is voorts het stopzetten der hakhoutcultuur, een bedrijfsvorm die tot aan het einde der vorige eeuw min of meer algemeen in de berkenbossen der achterduinen werd toegepast. Sinds 1900 heeft zich daardoor in de bossen naar verhouding veel oud hout gevormd, dat minder weerstand biedt tegen schadelijke invloeden, zoals aantasting door houtzwammen. Tenslotte is het waarschijnlijk dat de verlaging van de grondwaterpiegel, welke zich over een periode van vele decennia voltrok, een niet onbeduidende rol heeft gespeeld (VAN VLIET e.a. 1955).

Om een verdere achteruitgang der berkenbossen tegen te gaan is men er thans op bescheiden schaal toe overgegaan vrij oude, maar nog vitale bomen te kappen, waardoor zich jonge, krachtige loten aan de stronk kunnen vormen. Men hoopt aldus een geleidelijke verjonging van de berkenbossen tot stand te brengen.

TAB. 21. Degeneratiestadia van berkenbossen/*Degeneration-stages of birch-woods*

Nummer/Number of record	1	2	3	4	5
Jaar/Year	56	52	52	52	56
Maand/Month	6	5	7	7	6
Vindplaats/Localities	22	22	21	13	20
	94 <sup>a</sup>	94 <sup>a</sup>	94 <sup>a</sup>	93 <sup>a</sup>	94 <sup>a</sup>
Oppervlakte in m <sup>2</sup> /Area in sq.ms.	40	55	60	20	10
Soortental/Number of species	49	39	26	29	29
Boomlaag/Tree-layer					
Hoogte in m/height in ms.	8	8	9	1)	
Bedekking in %/Cover in %	30	40	3		
Betula pubescens	2	3	+†		
B. verrucosa	2				
Struiklaag/Shrub-layer					
Hoogte in m/Height in ms.	2.5	2.5	1.1		
Bedekking in %/Cover in %	60	10	5		
Betula pubescens	3	2	+		
Ligustrum vulgare	r	1	+		
Betula verrucosa	3				
Euonymus europaea	r				
Viburnum opulus		+			
Lonicera periclymenum			+		
Kruidlaag/Herb-layer					
Hoogte in m/Height in ms.	0.5	0.4	0.5	0.6	0.4
Bedekking in %/Cover in %	100	100	100	100	100
Soorten met zeker optimum binnen deze stadia/Species having a relative optimum within these stages					
Calamagrostis epigejos	2	4	4	4	3
Poa pratensis	2	2	+	+	2
Rubus caesius	2	2	+	2	
Cerastium holosteoides	r	+			+
Prunella vulgaris	+			+	+
Veronica officinalis	+		+		+
Inula conyza	+	1			
Myosotis arvensis		+	+		
Hieracium umbellatum		+			r
Cirsium arvense				+	
Linaria vulgaris				+	
Hypericum perforatum					+
Bosrelicten/Wood-relics					
Quercus robur	r	r	r		
Ligustrum vulgare	1	1	2	1	
Crataegus monogyna	+	1	1	1	+
Lonicera periclymenum	+	2	+	1	+
Euonymus europaea	r		+		r
Ajuga reptans	+				
Agrostis stolonifera	4	1			
Cirsium palustre	+	+			
Listera ovata	+	1			

1) Oude stronken van Betula sp. aanwezig; hierop Aulacomnium androgynum./Old stumps of Betula sp., bearing Aulacomnium androgynum.

TAB. 21. Vervolg/Continued

Nummer/Number of record	1	2	3	4	5
<i>Teucrium scorodonia</i>			1		
<i>Valeriana officinalis</i>			+		
<i>Moehringia trinervia</i>	r	+		+	
<i>Polygonatum odoratum</i>	+	+		+	
<i>Holcus lanatus</i>		+	1	+	+
<i>Viola riviniana</i>	+	+			+
<i>V. hirta</i>				+	+
Soorten diff. t.o.v. overige bosgemeenschappen/Species diff. from preceeding wood-communities					
<i>Carex arenaria</i>	+	2	2	3	1
<i>Luzula campestris</i>	2	2	+	2	3
<i>Galium verum</i>	+	1	+	2	2
<i>Taraxacum</i> sect. <i>Erythrosperma</i>	2	1		+	2 <sup>1)</sup>
<i>Festuca ovina</i>	+	+			r
<i>F. rubra</i>	+	+		+	
<i>Hieracium pilosella</i>	+	+			1
<i>Lotus corniculatus</i>	+	1			+
<i>Polygala vulgaris</i>	+	+		+	
<i>Senecio jacobaea</i>	+	r			r
<i>Viola canina</i>		+	+	+	
<i>Gentiana cruciata</i>	r	+			
<i>Galium mollugo</i>	+			+	
<i>Carex flacca</i>		r	1		
<i>Helictotrichon pubescens</i>		+			+
<i>Thymus pulegioides</i>					+
Moslaag/Moss-layer					
Bedekking in %/Cover in %	10	10	5	10	10
<i>Brachythecium rutabulum</i>	r	1			
<i>Eurhynchium stokesii</i>	+	+			
<i>Pseudoscleropodium purum</i>	2	+	1	1	2
<i>Lophocolea</i> sp.	+		+	1	
<i>Dicranum scoparium</i>	+	+	+		+
<i>Hypnum cupressiforme</i>	1			+	
<i>Ceratodon purpureus</i>	r				+
<i>Mnium affine</i>	+			1	
<i>Bryum capillare</i>	+			+	

Addenda: No. 1 *Epipactis helleborine* +, *Prunus padus* r, *Rosa dumetorum* r; *Brachythecium velutinum* 1, *Eurhynchium striatum* +, *Cladonia pyxidata* +, *C. sp.* r. No. 2 *Arabis hirsuta* 1. No. 3 *Cynoglossum officinale* +, *Galium aparine* +, *Veronica chamaedrys* +, *Rosa canina* r. No. 4 *Asparagus officinalis* +, *Vicia lathyroides* +, *Urtica dioica* +. No. 5 *Agrostis tenuis* cf. 1, *Veronica arvensis* +; *Polytrichum juniperinum* +.

Wanneer eenmaal het bos is afgestorven en zich een gesloten grasmat heeft ontwikkeld, kan *Calamagrostis*, hierin bijgestaan door het konijn, de uitbreiding der altijd in de kruidlaag nog wel aanwezige houtige gewassen (meidoorn, liguster, rozen) tegenhouden en ontstaat een stationair stadium. Elders zet een langzame regeneratie tot struweel in.

De afbraakstadia der berkenbossen treft men algemeen in de valleien der

<sup>1)</sup> *T. rubicundum*, *T. tortilobum*, *T. agaurum*, *T. fulviforme* & *T. dunense*.

Wassenaarse duinen aan, o.m. in Meijndel, Kijfhoek en Bierlap. Ook op andere plaatsen in het Duindistrict vindt men ze terug.

## V. RUDERALE GEMEENSCHAPPEN

### INLEIDING

Door de activiteiten van de mens wordt lokaal een specifiek milieu in het leven geroepen, dat het aanzien geeft aan evenzeer specifieke plantengemeenschappen. Zo komen nabij woningen, in wegbermen en op sterk betreden plaatsen verscheidene gezelschappen tot ontwikkeling, die in hun bestaan volstrekt gebonden zijn aan menselijke cultuur. Gewoonlijk worden deze begroeiingen aangeduid als ruderales gemeenschappen. Een overgang naar deze vegetaties hebben wij reeds ontmoet in de hier beschreven vorm van de *Ranunculus bulbosus-Trifolium striatum*-ass. (11).

Bepalend voor het optreden van ruderales gemeenschappen schijnt een ingrijpen in de chemische bodemtoestand te zijn. Dit gaat veelal gepaard met één of andere vorm van bodemverwonding en met een verhoging van de accessibiliteit. Onder deze omstandigheden worden soorten met een groot disseminatievermogen en met speciale eisen ten aanzien van concurrentie en N-, P- en K-voorziening sterk begunstigd. Enerzijds kan men op dergelijke standplaatsen in de duinen een groot aantal der min of meer algemene onkruiden aantreffen, die ook elders langs wegen en in en rond nederzettingen worden gevonden. Daarnaast zijn het soorten uit verschillende autochtone duingemeenschappen die hier een hun passend milieu vonden. Zo kunnen soorten der *Erodium-Phleum*-ass. zich op zonnige plaatsen vestigen in ruderales pioniervegetaties met ijle kruidlaag (*Erodium glutinosum*, *Phleum arenarium*, *Cerastium semidecandrum* e.a. in het *Sisymbrium officinalis* en *Onopordion acanthii*).

Een essentiële bestanddeel van verschillende ruderales duinbegroeiingen vormen soorten uit de *Elymus-Ammophila*-ass.: *Sonchus arvensis*, *Ammocalamagrostis baltica*, *Ammophila arenaria* en *Elymus arenarius*. Ook deze kan men in het *Sisymbrium* en *Onopordion* vinden, de laatste drie soorten bereiken hun grootste verbreiding evenwel in latere ontwikkelingsstadia. Hiermee treedt een synoecologische verwantschap tussen deze onkruidbegroeiingen en de *Elymus-Ammophila*-ass. aan de dag, een relatie die aan de andere kant haar bevestiging vindt in het geregelde voorkomen van enige ruderales soorten in de genoemde associatie. Het is waarschijnlijk dat een betrekkelijke rijkdom aan bepaalde gemakkelijk voor de plant opneembare voedingsstoffen, samen met een voortdurende toevoer van zouten – in het ene geval bewerkt door de mens, in het andere door aanstuivend zand – hierbij van betekenis is. Hetzelfde kan gezegd worden in verband met het optreden in het *Sisymbrium* en *Onopordion* van enige andere soorten die overigens tot begroeiingen langs de duinvoet of in de zeereep beperkt blijven: *Cakile maritima*, *Agropyron junceum*, *A. littorale* en *Salsola kali*.

Een laatste groep van soorten hebben de ruderales duinbegroeiingen gemeen met de *Anthyllis-Silene*-ass., deels tevens met de *Taraxacum-Galium*-ass. of verwante gezelschappen. Voorbeelden zijn: *Daucus carota*, *Picris hieracioides*, *Helictotrichon pubescens*, *Ononis repens* en *Senecio jacobaea*. Ook deze soorten bereiken binnen de ruderales gemeenschappen hun maximale ontplooiing in enige latere successiestadia. In het bijzonder zijn zij kenmerkend voor de gemeenschap van *Asparagus officinalis* var. *prostratus* en *Allium vineale* (31).



Over het algemeen ligt het voor de hand aan te nemen dat de hier bedoelde soorten primair optraden in de oorspronkelijke duinvegetatie en eerst later tevens een plaats vonden in de ruderaal begroeiingen. Toch mag het niet a priori worden uitgesloten dat sommige soorten via de onkruidbegroeiingen in de „natuurlijke” duingemeenschappen zijn doorgedrongen. Men zou in dit verband kunnen denken aan *Picris*, *Daucus* en *Cynoglossum*.

Samenhangend met aard, intensiteit en duur van het ingrijpen van de mens valt een duidelijke differentiatie binnen de onkruidgemeenschappen der duinen waar te nemen. Enige factoren bemoeilijken een karakterisering van de verschillende gemeenschappen echter ten eerste, en wel: (1) het veelal herhaalde en onregelmatige ingrijpen van buitenaf, (2) de geringe stabiliteit van de meeste begroeiingen wegens de snel verlopende successie, (3) het min of meer zeldzame of onregelmatige optreden van soorten die voor de karakterisering van belang zijn, (4) de talrijke randinvloeden in verband met het voorkomen der gemeenschappen in vaak smalle stroken. Meer dan dit bij de hiervóór behandelde gemeenschappen het geval was, moest dan ook voor het ontwerpen der lokale indeling bij de bestaande associatiebeschrijvingen te rade gegaan worden. In dit opzicht bewezen de publikaties van SISSINGH (1950, 1952) en TÜXEN (1950) grote diensten. Aangezien de indeling die TÜXEN gaf zich inmiddels als deugdelijk heeft bewezen en in brede kring aanvaard is, wordt deze hier gevolgd.

Doordat vele elementen der autochtone duinbegroeiing tevens deel uitmaken van ruderaal duingemeenschappen, wijken deze laatste vaak niet onbelangrijk af van de overeenkomstige gemeenschappen binnenslands. In enkele gevallen heeft dit aanleiding gegeven tot het opstellen van voor de duinstreek kenmerkende subassociaties.

Daarnaast telt men onder de ruderaal gemeenschappen der duinen enige associaties die in het overige deel van ons land – eventueel met uitzondering van het Fluviatiel district – ontbreken. Hiertoe behoren de *Bromus tectorum*-*Corispermum hyssopifolium*-ass. en de *Echium vulgare*-*Melilotus albus*-ass.. Beide gemeenschappen eisen een zeer specifiek milieu (zonnige standplaats met droge, weinig humeuze, maar kalkrijke bodem), dat ten onzent vrijwel uitsluitend binnen het Duindistrict wordt verwezenlijkt. De meest kenmerkende soorten bezitten een in hoofdzaak Midden- tot Oosteuropes areaal en bereiken op deze relatief warme plaatsen in de duinen, waar des zomers het microklimaat trekken gemeen heeft met het continentale klimaat, een voorpost van hun areaal.

Tenslotte zij in deze inleiding aandacht geschonken aan de uitbreiding die de ruderaal gemeenschappen in recente tijd in het Wassenaarse duingebied te zien hebben gegeven. Zij is een rechtstreeks gevolg van de verhoogde activiteiten van de mens sinds ca. 1940, zich uitend in de bouw en gedeeltelijke afbraak van bunkers, de aanleg van nieuwe paden, parkeergelegenheden e.d. ten behoeve van de recreatie, de uitgebreide vergravingen in verband met de duinbevloeiing en de beplanting van vele terreinen. Deels is deze areaalvergroting inmiddels van tijdelijke aard gebleken: sommige der onkruidbegroeiingen, aan de invloed van de mens onttrokken, werden door de oorspronkelijke duinvegetatie verdrongen, zij het dat in de meeste gevallen een ruderaal inslag onmiskenbaar bleef.

Bovendien zijn door verschillende onlangs uitgevoerde werkzaamheden enige adventieven in het duingebied geïntroduceerd: *Corispermum hyssopifolium* (zie 27), *Oenothera lamarckiana* (zie 30) en *Ambrosia elatior* (in 1959 langs helmplanterspad).

## 25. *PLANTAGO MAJOR-LOLIUM PERENNE*-ASS.

SYN. *PLANTAGINETO-LOLIETUM* BEGER 30

De *Plantago major-Lolium perenne*-ass. ontwikkelt zich op intensief betreden en in verband hiermee zeer vaste, N-, P- en K-rijke bodem. Zij wijkt binnen het Wassenaarse duingebied in floristische samenstelling niet af van de vorm waarin zij elders in ons land wordt aangetroffen (*typicum*). Derhalve moge volstaan worden met de vermelding van de karakteristieke soortencombinatie: *Plantago major*, *Poa annua*, *Polygonum aviculare*, *Lolium perenne*, *Taraxacum* sect. *Vulgaria*, *Trifolium repens*, *Bromus mollis*, *Potentilla anserina*, *Matricaria matricarioides*. Hiervan zijn slechts de beide laatste soorten ter plaatse minder algemeen. Voorts maken *Agropyron repens*, *Poa pratensis*, *Achillea millefolium* en *Erigeron canadensis* vrij regelmatig deel uit van de begroeiing.

De *Plantago-Lolium*-ass. komt in het betrokken gebied niet dan zeer lokaal voor, b.v. op het erf van de Boerderij Meijndel en fragmentair op het Uitkijkduin in Delflandsduinen en bij het Koningsbos. Regionaal beslaat de associatie een zeer uitgestrekt areaal, dat van Ierland tot Siberië reikt en van Finland tot aan het Middellandse-Zeegebied (zie o.m. TÜXEN 1950 en SISSINGH 1950). Floristisch vertoont de gemeenschap over dit areaal een opmerkelijke homogeniteit. SISSINGH (l.c.) neemt aan dat de gemeenschap behalve in Europa en Azië ook in N.-Amerika gevonden wordt. Omtrent de synoecologie van de gemeenschap en de oecologie van haar kensoorten geeft SISSINGH (l.c.) bijzonderheden.

## 26. *SAGINA PROCUMBENS-BRYUM ARGENTEUM*-ASS.

SYN. *SAGINETO-BRYETUM ARGENTEI* D., S. ET W. 40

Nauw verwant met de vorige gemeenschap is de *Sagina procumbens-Bryum argenteum*-ass.. Men treft haar aan tussen de stenen van paden en wegen. Doordat de voegen meestal iets gezonken liggen tussen de stenen kunnen de planten tot een zekere, zij het zeer geringe hoogte opgroeien alvorens zij intensief aan tred worden blootgesteld. Ook dan wordt de tredwerking min of meer getempers door de aangrenzende stenen, die een deel van de uitgeoefende druk opvangen. Bovendien onderscheidt deze associatie zich in edafisch opzicht van de *Plantago-Lolium*-ass., waarschijnlijk door een geringere vastheid en grotere vochtigheid van het substraat. Het gevolg van één en ander is, dat enerzijds beide associaties een aantal tredplanten gemeen hebben (*Plantago major*, *Poa annua*, *Polygonum aviculare*), maar dat aan de andere kant in de *Sagina-Bryum*-ass. enige soorten bestaansvoorwaarden vinden die men vergeefs in de eerste gemeenschap zoekt. Onder deze laatste groep bevinden zich de kensoorten van de associatie: *Sagina procumbens* (territoriaal), *Bryum argenteum* (regionaal), *Plantago coronopus* (lokaal) en *Barbula convoluta* (minstens lokaal). Onder enig voorbehoud wordt ook *Spergularia rubra* als kensoort vermeld (o.m. TÜXEN 1950). Deze soort is mij in het betrokken gebied slechts van één plaats bekend: een weinig betreden *Sagina-Bryum*-associaat bij de dienstwoning in Meijndel.

Viel bij de *Plantago-Lolium*-ass. geen onderscheid waar te nemen tussen de begroeiingen in het terrein van onderzoek en die elders in ons land, binnen de *Sagina-Bryum*-ass. blijken wel degelijk enige soorten differentiërend voor ons duingebied. In de eerste plaats *Plantago coronopus*, welke soort zich vrijwel geheel tot deze associatie beperkt (zie echter 4b, *Plantago*-variant).<sup>1)</sup> Daarnaast

<sup>1)</sup> Ook in de zeedorpen treft men *Plantago coronopus* bij een niet al te sterke betreding zeer algemeen in de *Sagina-Bryum*-ass. aan.

TAB. 22. *Sagina procumbens*-*Bryum argenteum*-ass.

Nummer/Number of record	1	2	3	4	5
Jaar/Year	56	56	56	55	59
Maand/Month	7	6	7	8	12
Vindplaats/Locality	16	3	5	5	3
	95 <sup>a</sup>	97 <sup>1</sup>	97 <sup>a</sup>	96 <sup>4</sup>	97 <sup>2</sup>
Expositie/Aspect	-	-	-	ZW	Z
Helling in °/Slope in °	-	-	-	5	10
Oppervlakte in m <sup>2</sup> /Area in sq.ms. <sup>1)</sup>	125	350	150	40	40
Soortental/Number of species	11	20	20	10	12
Bedekking in %/Cover in %	20	30	60	50	80
A a <i>Sagina procumbens</i>	2	2	2	2	+
a <i>Barbula convoluta</i>	+	2	3	1	3
a <i>Bryum argenteum</i>	+		1	+	+
△ a <i>Plantago coronopus</i>		1		+	3
K <i>Poa annua</i>	1	2	2	2	+
K <i>Plantago major</i>	+	+	r	r	
△ <i>Festuca rubra</i>	+	+	+	+	+
<i>Poa pratensis</i>	+	+	1	+	+
<i>Bromus mollis</i>	+	r	+		
△ <i>Diplotaxis tenuifolia</i>	+	+	1		
<i>Sedum acre</i>		+	+		1
<i>Achillea millefolium</i>		+	r		
<i>Erigeron canadensis</i>		+	+		
<i>Erodium cicutarium</i>		r	+		
△ <i>Hippophaë rhamnoides</i>		r		r	
<i>Taraxacum</i> sp. (* <i>taeniatum</i> )		r*	+		r
<i>Agropyron repens</i>			+		
<i>Polygonum aviculare</i>	+				

△ Diff. voor litorale subassociatie of variant./Diff. species littoral subassociation or variant.

Addenda: No. 1 *Matricaria matricaroides* r. No. 2 *Calamagrostis epigejos* r, *Cerastium semidecandrum* r, *Phleum arenarium* r, *Phleum pratense* var. *nodosum* r, *Rumex acetosella* r. No. 3 *Trifolium repens* +, *Atriplex patula* r, *Senecio jacobaea* r, *Bryum* sp. +, *Nostoc* sp. +. No. 4 *Cerastium arvense* r. No. 5 *Koeleria albescens* 1, *Senecio vulgaris* +, *Cladonia alci-cornis* +.

Nadere gegevens: No. 1 Meyendelseweg bij Boerderij, onder loofhout; bereden door alle verkeer. No. 2/4 Rijwielen- en voetpad Watertoren-Golfzang. No. 5 Weinig betreden voetpad door de zeereep.

Local data: No. 1 Meyendelseweg near „Boerderij”, under broad-leaved trees; passed by all traffic. Nos. 2/4 Cycle- and foot-path „Watertoren-Golfzang”. No. 5 Foot-path through first dune ridge, little used.

*Diplotaxis tenuifolia*, *Festuca rubra* en eventueel zelfs *Hippophaë rhamnoides* (wortelopslag van naburige vegetaties). Met recht kan van een litorale variant of subassociatie, te benoemen naar *Plantago coronopus*, worden gesproken.

De associatie van *Sagina procumbens* en *Bryum argenteum* komt overal voor tussen stenen van het fietspad Scheveningen-Golfzang, in scheuren van het plaveisel van een wandelpad in de voorduinen (*Plantago coronopus* dominant) en in paden en wegen van de vallei Meijendel (zie tab. 22). Ook buiten het gebied kan men de associatie zeer algemeen op dezelfde standplaats vinden, in Nederland zowel als ver daarbuiten (TUXEN 1950).

<sup>1)</sup> Betreft het bestrate oppervlak. De in werkelijkheid door de vegetatie ingenomen oppervlakte bedraagt hiervan slechts een gering deel./Concerns the paved area. The area actually covered by vegetation is much smaller.

De auteurs van deze associatie beschreven haar van relatief vochtige groeiplaatsen. Zo kwamen zij ertoe de gemeenschap bij het *Nanocyperion flavescentis* Koch 26 in te delen. Het verdient de voorkeur dergelijke begroeiingen tot een bijzondere subassociatie te rekenen en de drogere vorm als de typische te beschouwen. Doet men dit, dan ligt de indeling bij het *Polygonion avicularis* Br.-Bl. 31 voor de hand; men zie TÜXEN 1950.

27. *BROMUS TECTORUM-CORISPERMUM HYSSOPIFOLIUM*-ASS. (KRUSEMAN 41)  
S. ET W. 46

Op zonnige standplaatsen met een humusarme, recent vergraven of oppervlakkig omgewerkte en daardoor losse bodem vormt de *Bromus tectorum-Corispermum hyssopifolium*-ass. pionierbegroeiingen. Het zijn vegetaties, open van structuur, die een groot deel van het jaar het witte duinzand niet dan spaarzaam bedekken. Onder de kenmerkende en de meest algemene soorten telt men vele één- en tweejarige: *Bromus tectorum*, *B. mollis*, *Sisymbrium altissimum*, *Corispermum hyssopifolium*, *Salsola kali*, *Senecio vulgaris*, *Erigeron canadensis*.

*Bromus tectorum* en *B. mollis* zijn wintertherofyten. Vooral de eerste soort bloeit en fructificeert reeds vroeg in de zomer en is spoedig daarna afgestorven. Ook *Sisymbrium altissimum* brengt de winter door als rozet. Deze soort komt in juni tot bloei en verdroogt tijdens de zaadrijping tot een star skelet. Later breekt dit vaak bij de wortelhals af, zodat de wind de afgestorven plant kan opnemen en de zaden wijd worden verspreid („windroller”). Duidelijker treedt dit verschijnsel aan de dag bij *Corispermum* en *Salsola*. Beide soorten kiemen vrij laat in het voorjaar en komen eerst in de nazomer tot volle wasdom. Vooral op de bolvormige *Salsola*-planten krijgt de wind gemakkelijk vat en men kan ze in de herfst op vele plaatsen in het duin terugvinden. *Senecio vulgaris* en *Erigeron canadensis* kunnen zowel in na- als voorjaar kiemen.

Onder het door deze soorten gevormde open vegetatiedek vestigen zich kleinere, eveneens lichtminnende soorten, die deels niet aan ruderaal begroeiingen gebonden zijn (*Erodium cicutarium*, *E. glutinosum*, *Phleum arenarium* e.a., zie V, inleiding).

De onderlinge massaverhouding van de voornaamste soorten is, afhankelijk van het milieu, aan een sterke variatie onderhevig. De meest markante vormen, waarin de associatie zich manifesteert, zijn de volgende (zie tab. 23).

(a) *Facies van Corispermum hyssopifolium*. Deze kensoort van de associatie zou, hoewel zeker reeds in 1927 langs de voormalige spoorbaan bij Waalsdorp voorkomend, eerst in 1941 het duinterrein binnengedrongen zijn op bouwterrein (DE JONGH & VAN SOEST 1941). In de jaren 1952-'57 trof ik de soort niet binnen het duingebied aan, maar in 1958 kon men haar vinden onder een in datzelfde jaar geplaatste afrastering langs het paardepad bij Golfzang. In 1959 bleek *Corispermum* onder het hek in hoofdzaak verdrongen, maar werd een voordien onbegroeide, smalle en langgerekte zone naast het tredspoor der ruiters ingenomen. Tevens had de soort zich elders in het paardepad naar Scheveningen over ettelijke tientallen meters gevestigd en was zij op het terrein van het Pomptation verschenen. De *Corispermum*-facies is uiterst soortenarm. *Bromus tectorum* is constant, maar wordt in het ruiterspad voornamelijk op iets grotere afstand tot het door de dieren getreden spoor gevonden.

(b) Hier treft men bovendien *Senecio vulgaris* en eventueel (dan vaak als *facies*) *Sisymbrium altissimum* aan. Verplaatsing van het zand, een normaal verschijnsel bij de *Corispermum*-facies, speelt in deze *Bromus tectorum-Senecio*

TAB. 23. *Bromus tectorum*-*Corispermum hyssopifolium*-ass.

Gemeenschap (zie tekst)/ Community (see text)	a		b		c			d			term. phase
Numer/Number of record	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Jaar/Year	59	59	59	59	57	59	59	59	57	57	56
Maand/Month	7	7	6	6	8	8	8	9	6	8	6
Vindplaats/Locality	3	9	3	4	5	9	9	12	13	11	3
	96 <sup>a</sup>	95 <sup>a</sup>	96 <sup>a</sup>	96 <sup>a</sup>	97 <sup>a</sup>	96 <sup>a</sup>	93 <sup>a</sup>	98 <sup>a</sup>	98 <sup>a</sup>	93 <sup>a</sup>	97 <sup>a</sup>
Oppervlakte in m <sup>2</sup> /Area in sq.ms.	15	15	4	3	8	15	12	80	20	5	100
Soortental/Number of species	5	9	16	16	7	13	15	16	16	12	23
Bedekking in %/Cover in %	40	40	50	70	50	80	95	20	10	30	75
V a · <i>Bromus tectorum</i>	+	+	1	+				+	2		2
a · <i>Corispermum hyssopifolium</i>	3	3						1			
a · <i>Salsola kali</i>					3	4	3	+	+	+	
a · <i>Sisymbrium altissimum</i>			2	3		2	4	+		+	+
V · <i>Erigeron canadensis</i>		+				2	+	+			
O · <i>Senecio vulgaris</i>			2	2		+					
· <i>Festuca rubra</i>	+		+	+	+	+	1	+	+		+
· <i>Erodium</i> sp. (*glutinosa)	+	r*	+	+		+	+			+	+
· <i>Ammocalamagrostis baltica</i>		+	+		2	+	3				2
· <i>Bromus mollis</i>		r	+	+					+		+
· <i>Diplotaxis tenuifolia</i>		+	+	+	+					1	2
· <i>Agropyron littorale</i>	+	+			+						3
<i>Oenothera biennis</i>								2	1		
<i>Senecio viscosus</i>								2		+	
<i>Picris hieracioides</i>									+		+
<i>Anagallis arvensis</i>										+	
<i>Datura stramonium</i>										+	
<i>Echium vulgare</i>										1	
<i>Rubus caesius</i>				+	+	+	+				+
<i>Phleum arenarium</i>			+	1				+	1		1
<i>Cerastium semidecandrum</i>			1	2					+		+
<i>Cynoglossum officinale</i>			2			+	+				+
<i>Agropyron repens</i>			+				+			2	
<i>Carex arenaria</i>				+			1				2
<i>Cirsium arvense</i>		r						1			+
<i>Poa pratensis</i>			1						+		+
<i>Sedum acre</i>						+		+			r
<i>Senecio jacobaea</i>			+			+	+				
<i>Ammophila arenaria</i>					1	+	°			1°	+
<i>Atriplex patula</i>									r	1	
<i>Calamagrostis epigejos</i>							+				+
<i>Cirsium vulgare</i>						+	r				
<i>Koeleria albescens</i>								+	r		
<i>Myosotis hispida</i>			1	1							
<i>Ononis repens</i>							+	+			

Addenda: No. 3 *Arabidopsis thaliana* 2, *Veronica arvensis* +. No. 4 *Capsella bursa-pastoris* +, *Rumex acetosella* +, *Plantago lanceolata* +, *P. coronopus* r. No. 8 *Corynephorus canescens* +, *Hypochaeris radicata* +, *Rumex crispus* +. No. 9 *Hippophaë rhamnoides* r, *Daucus carota* +, *Hordeum murinum* +, *Silene conica* +, *Medicago lupulina* r. No. 10 *Sonchus asper* +. No. 11 *Lotus corniculatus* +, *Sonchus arvensis* +, *Asparagus officinalis* var. *prostratus* r, *Poa annua* r.

Nadere gegevens: No. 1/2 Smalle zone in ruiterspad. No. 3/4 Smalle zone langs voet- en rijwielpad, voorgaande jaar vergraven. No. 5 Smalle zone weerszijden tegelpad door hoofdader, zelfde jaar met helm beplant. No. 6 Helmbeplanting naast onverhard duinpad, waarschijnlijk voorgaande jaar aangelegd. No. 7 Ca. 4 jaar oude helmbeplanting nabij duin-

meer. No. 8 Terrein Pompstation, dunne laag fijn grind gestort op zand. No. 9 Voormalige overweg Pompstationsweg, spoorbaan kort voordien opgebroken. No. 10 Recent vergraven en met helm beplant terrein naast pomp „Kruispunt”. No. 11 Smalle zone langs ruiterspad, grenzend aan afrastering.

*Local data:* Nos. 1/2 Narrow zone in bridle-path. Nos. 3/4 Narrow zone bordering foot-path, turned over by digging a year ago. No. 5 Narrow zone on both sides of tiled path through main artery, planted the same year with marram grass. No. 6 Plantation of marram grass next to dune-track, presumably cultivated the preceding year. No. 7 Id. next to artificial dune-lake, ca. 4 years old. No. 8 „Pompstation”, thin layer of gravel on shotted sand. No. 9 Former level crossing „Pompstationsweg”, railway shortly taken up. No. 10 Next to pump „Kruispunt”, recently turned over by digging and planted with marram grass. No. 11 Narrow zone along bridle-path, bordering fence.

*vulgaris*-(*Sisymbrium altissimum*)-begroeiing nauwelijks meer een rol. In verband hiermee en door het contact met de aangrenzende duinvegetatie (*vicinis-me*) is de begroeiing rijker aan soorten.

(c) Wanneer door grondverzet in het duin maagdelijke, zeer humusarme, maar kalkrijke grond naar boven is gekomen en deze ter vastlegging met helm wordt beplant, neemt men vaak waar hoe tussen de geplante helmbundels *Sal-sola kali*, *Sisymbrium altissimum* en *Erigeron canadensis* van het terrein bezit nemen. Ook *Cirsium vulgare* treft men hier regelmatig aan. Het is begrijpelijk dat behalve de opzettelijk aangebrachte helmsoorten van het begin af reeds enige andere duinplanten optreden (*Rubus caesius*, *Senecio jacobaea*, *Cynoglossum officinale*, *Carex arenaria*, *Festuca rubra* etc.). Vooral door de vergravingen, die in verband met de aanleg der duinmeren verricht werden, verkreeg deze vorm van de associatie een tijdelijk grote uitbreiding.

(d) Op iets meer humeuze bodem, waarin zich ook enig grof materiaal bevindt, ontwikkelt zich een vorm van de associatie die zich onderscheidt door het optreden van *Oenothera biennis* en *Echium vulgare*. Hieruit blijkt verwantschap met de *Echium vulgare*-*Melilotus albus*-ass. (28). Enige ter plaatse zeldzame soorten leggen een voorkeur voor deze vegetatie aan de dag: *Datura stramonium*, *Anagallis arvensis* en *Senecio viscosus*.

Speciale aandacht verdient het voorkomen van *Sisymbrium altissimum* in de associatie van *Bromus tectorum* en *Corispermum hyssopifolium*. Deze soort was voor enige jaren in de Wassenaarse duinen min of meer zeldzaam, maar breidde zich sinds ca. 1954 sterk uit. Zij vond een passend milieu in de gemeenschap, waarin zij tegenwoordig vrij frequent, vaak abundant en soms dominant optreedt (zie (c)). Dit algemene voorkomen van *Sisymbrium altissimum* binnen de *Bromus*-*Corispermum*-ass. is mij niet van elders bekend. WESTHOFF e.a. (1946) geven *Sisymbrium altissimum* op als kensoort van de *Sisymbrium altissimum*-*Brassica nigra*-ass. Kruseman 41 (spoorwegemplacements van grote steden), TÜXEN (1950) van de verwante *Sisymbrium sophia*-ass. Kreh 35.

De begroeiingen der *Bromus tectorum*-*Corispermum hyssopifolium*-ass. is slechts een kort leven beschoren. Alleen wanneer aan vegetatie en bodem geen rust wordt gelaten, kan de gemeenschap zich gedurende meerdere jaren handhaven (ruiterspad).

Veelal bevinden zich in de initiaalstadia van de gemeenschap reeds enige geofyten (*Festuca rubra*, *Agropyron repens*, *A. littorale*, *Ammocalamagrostis baltica*, *Carex arenaria*), die zich ten koste van de therofyten snel uitbreiden. Ook kunnen deze soorten, evenals *Rubus caesius* en *Ononis repens*, van aangrenzende vegetaties uit de gemeenschap binnendringen. Als regel gaat dit gepaard met een vestiging van *Diplotaxis tenuifolia*, de meest algemene en vaak massaal optredende duinruderaal (tab. 23 no. 11). Hier en daar doen nu ook soorten als

*Cirsium arvense*, *Artemisia vulgaris*, *Rumex obtusifolius* en *R. crispus* hun intrede. Maar dan heeft men al niet meer met de *Bromus-Corispermum*-ass. te doen (*Eu-Arction*, 32).

De associatie van *Bromus* en *Corispermum* is in Nederland vrijwel beperkt tot Duin- en Fluviaal district. Elders binnen ons land treedt zij slechts adventief op (WESTHOFF e.a. 1946). *Corispermum marshallii*, eveneens kensoort van de associatie, is de laatste decennia zeer zeldzaam geworden (DE JONGH & VAN SOEST 1941, SISSINGH 1950). Buiten Nederland is de gemeenschap bekend van België (LEBRUN e.a. 1949, LAMBINON 1956) en de Boven-Rijnse Laagvlakte (OBERDORFER 1957).

In een vroegere uiteenzetting werd voor de Wassenaarse duinen geen melding gemaakt van de *Bromus tectorum-Corispermum hyssopifolium*-ass. (BOERBOOM 1958c). Dit was een gevolg van de belangrijk ruimere omgrenzing welke daar aan de *Hordeum murinum-Bromus sterilis*-ass. zowel als aan het *Onopordion acanthii* werd toegekend. Bovendien kwamen bepaalde vormen van de associatie, zoals wij reeds zagen, eerst in zeer recente tijd tot ontwikkeling.

## 28. HORDEUM MURINUM-BROMUS STERILIS-ASS. (ALLORGE 22) LOHM. 50

De ruderaal begroeiingen met *Hordeum murinum* subsp. *murinum*, die in een groot deel van Europa in en rond dorpen en steden langs straten en wegen voorkomen, hebben reeds vroeg de aandacht van vegetatiekundigen getrokken. Beschrijvingen zijn bekend uit vele streken. Aanvankelijk werden deze begroeiingen gewoonlijk tot eenzelfde associatie gerekend: de *Hordeum murinum*-ass. Libbert 32 (zie o.m. BRAUN-BLANQUET & DE LEEUW 1936, TÜXEN 1937, WESTHOFF e.a. 1942, 1946, SISSINGH 1950). In navolging van TÜXEN (1950) maakt men tegenwoordig onderscheid in enige vicariërende associaties. De West- en Midden-europese gemeenschap wordt als *Hordeum murinum-Bromus sterilis*-ass. aangeduid (b.v. VON ROCHOW 1951, OBERDORFER 1957).

Ook in de *Hordeum murinum-Bromus sterilis*-ass. treden therofyten sterk op de voorgrond. In de Wassenaarse duinen, waar de gemeenschap zeldzaam en bovendien slechts fragmentair ontwikkeld is, zijn *Hordeum murinum*, *Sisymbrium officinale* en *Capsella bursa-pastoris* de kensoorten.

Hiervan is slechts *Hordeum murinum* regionaal trouw. Door TÜXEN wordt ook *Bromus sterilis* als kensoort beschouwd. VON ROCHOW en OBERDORFER laten zich voor Zuid-Duitsland in gelijke zin uit. SISSINGH daarentegen schrijft: „*Bromus sterilis* is stellig geen kensoort; zij verkiest in het algemeen een meer nitrofiel groeiplaats dan het *Hordeum* haar kan bieden”. In de Wassenaarse duinen trof ik *Bromus sterilis* slechts hoogst zelden in ruderaal begroeiingen aan en dan op een meer beschaduwde standplaats dan men de *Hordeum murinum-Bromus sterilis*-ass. vindt. In de *Hippophaë-Sambucus*-ass. bleek deze soort evenwel een regelmatige verschijning te zijn (lokaal kensoort, zie 17a).

Van de overige eenjarigen zijn *Senecio vulgaris*, *Atriplex patula* en *Bromus mollis* constant. Daarnaast treft men *Bromus tectorum* nog vrij regelmatig aan. Frequent is ook *Polygonum aviculare*. Wanneer deze soort zeer abundant wordt, treden als regel tevens enige meer uitgesproken tredplanten op en ontstaan overgangen naar de *Plantago major-Lolium perenne*-ass..

Het milieu van de *Hordeum murinum-Bromus sterilis*-ass. onderscheidt zich van dat der *Bromus tectorum-Corispermum hyssopifolium*-ass. door een vastere en meer humeuze bodem. Incidenteel heeft betreding plaats, maar deze speelt nooit een grote rol. Ook de *Hordeum-Bromus*-ass. is een pioniergemeenschap, maar zij houdt als regel langer stand dan de *Bromus-Corispermum*-ass.. Latere stadia kenmerken zich door een facies van grassen (*Agropyron repens*, *Dactylis*

*glomerata*, *Bromus mollis*, *Poa pratensis*) en een toenemende vertegenwoordiging van soorten der *Artemisietea vulgaris* (*Artemisia vulgaris*, *Arctium pubens*, *Urtica dioica*, *Cirsium arvense*). De successie leidt tot een (fragmentair) *Eu-Arction*.

De *Hordeum-Bromus*-ass. beperkt zich in ons gebied in hoofdzaak tot de vallei Meijndel en het Wassenaarse Slag, waar zij uitsluitend nabij woningen wordt aangetroffen. SISSINGH (1950) rekent deze associatie dan ook tot de „huis-associaties”, de gemeenschappen gebonden aan de nabijheid van menselijke nederzettingen. Vrijwel steeds staat de gemeenschap in ruimtelijk contact met de *Plantago major-Lolium perenne*-ass.. Overgangen zijn talrijk.

De *Hordeum murinum-Bromus sterilis*-ass. vindt men door geheel Nederland. Voor het kalkrijke duingebied wordt een *Diplotaxis tenuifolia*-subass. S. et W. 46 onderscheiden. Hiervoor zijn een aantal duinplanten differentiërend: *Diplotaxis*, *Ammocalamagrostis*, *Ammophila*, *Ononis* etc..

De vicariërende associaties in Z.O.-Europa zouden de *Hordeum murinum-Rorippa austriaca*-ass. (Timár 47) Tx. 50 en de *Hordeum murinum-Atriplex tatarica*-ass. (Felföldy 42) Tx. 50 zijn. In de mediterrane regio wordt een associatie met de vicariërende ondersoort *Hordeum murinum* subsp. *leporinum* gevonden (BRAUN-BLANQUET & DE LEEUW 1936: *Hordeum murinum* subsp. *leporinum-Carduus tenuiflorus*-ass.).

## 29. CAKILE MARITIMA-SOCIATIE

Hier en daar en nu en dan kan men waarnemen hoe *Cakile maritima* in de zeereep op recent vergraven en daardoor ruderaal beïnvloede plaatsen pionierbegroeiingen vormt. Vooral in de nazomer en het begin van de herfst, wanneer de plant zich met talrijke lila bloemen tooit, steken deze vaak scherp omgrensde vegetaties bijzonder fraai af tegen het blauwgroen van de omringende helm. Steeds herbergt de *Cakile*-sociatie enige soorten uit de *Elymus-Ammophila*-ass.. Zelfs leggen *Ammocalamagrostis baltica* en *Sonchus arvensis* enige voorkeur voor deze ruderaal begroeiing aan de dag. Daarnaast treft men regelmatig enige therofyten aan, waaronder *Senecio vulgaris*, *Atriplex patula*, *A. hastata* en *Sal-sola kali* (tab. 24).

Veelal is de *Cakile*-sociatie sterk blootgesteld aan de wind en wordt zij eniger-mate overstoven. Bij krachtige en aanhoudende overstuiving kan zij zich tot een *Ammophiletum* ontwikkelen. In een rustiger milieu nemen één of enkele der volgende soorten in korte tijd, soms reeds na één jaar, bezit van het terrein: *Ammocalamagrostis baltica*, *Elymus arenarius*, *Cirsium arvense*, *Diplotaxis tenuifolia*. Tevens vestigen andere soorten zich. Deze tendens is kenbaar in tab. 24 no. 3.

*Cakile maritima* treedt elders langs de Europese kusten op vele plaatsen en vaak faciesvormend in vloedmerkvegetaties op. Deze vloedmerkvegetaties, ondergebracht in de *Cakiletea maritimae* Tx. et Prsg. 50, vallen uiteen in een aantal onderling vicariërende associaties. Langs de Nederlandse kust, waar tegenwoordig over het algemeen weinig organisch materiaal aanspoelt, zijn markante vloedmerkvegetaties zeldzaam en uiterst arm aan kenmerkende soorten. Meestal heeft men te doen met *Cakile*-begroeiingen, die naast *Salsola kali* enige soorten der *Ammophiletum* bevatten. Op grond van haar floristische samenstelling, in het bijzonder wegens het abundante-dominante en tevens vitale voorkomen van *Cakile maritima*, ben ik dan ook geneigd de hier beschreven ruderaal begroeiing samen te vatten met deze vloedmerkgemeenschap. De afwijkende synoecologie behoeft een dergelijke indeling niet in de weg te staan.



TAB. 24. *Cakile maritima*-soc.

Nummer/Number of record	1	2	3
Jaar/Year	59	59	59
Maand/Month	9	9	9
Vindplaats/Locality	0.3	0.5	0.5
	92 <sup>a</sup>	98 <sup>a</sup>	92 <sup>a</sup>
Oppervlakte in m <sup>2</sup> /Area in sq.ms.	10	60	30
Soorten.aal/Number of species	7	8	16
Bedekking in %/Cover in %	20	70	80
K <i>Cakile maritima</i>	2	4	4
<i>Ammocalamagrostis baltica</i>	+	+	1
<i>Ammophila arenaria</i>	+	2 † cult	
<i>Sonchus arvensis</i>	1	+	
<i>Senecio vulgaris</i>	+	1	
<i>Cirsium arvense</i>	+		1
V? <i>Salsola kali</i>	1		
<i>Diplotaxis tenuifolia</i>		1	+
<i>Atriplex patula</i>		+	+
<i>Senecio jacobaea</i>			2
<i>Bromus tectorum</i>			+
<i>Echium vulgare</i>			+
<i>Lycopsis arvensis</i>			+

Addenda: No. 2 *Solanum lycopersicum* +. No. 3 *Agrostis* sp. 1, *Achillea millefolium* +, *Calamagrostis epigejos* +, *Erodium glutinosum* +, *Taraxacum* sp. +, *Tussilago farfara* +, *Polygonum aviculare* +.

Nadere gegevens: No. 1 Zeereep, zone langs hek, onderhevig aan overstuiving. No. 2 Id., gestort duinzand beplant met helm. No. 3 Id., zone langs recent geplaatste afrastering.

Local data: No. 1 First dune ridge, zone along fence, sand-accretion. No. 2 Id., shooted sand planted with marram grass. No. 3 Id., zone along fence recently erected.

TÜXEN (1950) stelt voor om de territoriaal zwak gekarakteriseerde vloedmerk-begroeiingen der Z. en O. Noordzeekusten, die voordien met het *Atriplicetum littoralis* Tx. 37 werden verenigd, tot een afzonderlijke associatie (*Cakiletum friscum*) te verheffen. Op het vóór en tegen van deze splitsing zal hier niet worden ingegaan.

### 30. *ECHIMUM VULGARE-MELILOTUS ALBUS*-ASS. TX. 42

Verspreid en over de verschillende jaren nogal wisselvallig in hun optreden kan men in open begroeiingen op zonnige, ruderaal beïnvloede standplaatsen een aantal hoge, fraai bloeiende, merendeels tweejarige kruiden aantreffen. Onder hen bevinden zich ettelijke *Boraginaceae* en vertegenwoordigers der geslachten *Oenothera*, *Verbascum* en *Melilotus*. Zij gelden als kensoorten van het *Onopordion acanthii* Br.-Bl. 26, of meer speciaal van de *Echium vulgare-Melilotus albus*-ass. – een zwak nitrofiële pioniergemeenschap op goed doorlatende, in ons land tevens kalkhoudende bodem (TÜXEN 1942, 1950, WESTHOFF e.a. 1946, SISSINGH 1950).

Slechts in enkele gevallen treden deze soorten in de Wassenaarse duinen abundant of zelfs massaal op en kan men met recht van een *Echium-Melilotus*-associatie spreken. Voorwaarde hiertoe schijnt te zijn dat het oorspronkelijke vegetatiedek door de mens werd verwijderd en een zwak humeuze bodem onbedekt bleef. Bovendien wordt de gemeenschap begunstigd wanneer enig grof materiaal in de bodem aanwezig is. De fraaiste voorbeelden van de associatie vond ik in

1956 in de zgn. hoofdader – een droge sprang –, nadat deze het voorafgegaane jaar in verband met het leggen van leidingen opengebrosen was geweest. Grote delen zagen blauw door de rijke bloei van *Echium vulgare*. Ook *Oenothera biennis* vormde plaatselijk facies. Van de overige in de literatuur vermelde kensoorten kon men *Verbascum thapsus*, *Melilotus officinalis* en *Cynoglossum officinale*<sup>1)</sup> in deze begroeiingen aantreffen. Karakteristiek, hoewel geenszins tot de associatie beperkt, zijn voorts *Saponaria officinalis*, *Linaria vulgaris* en – in zwakkere mate – *Pastinaca sativa*. Waar de vegetatie met rust werd gelaten, ontwikkelde zij zich reeds na 1 of 2 jaar tot een min of meer gesloten grasmatt (*Poa*, *Agrostis*, *Festuca*, *Agropyron*, *Calamagrostis*) met veel *Carex arenaria* en *Rubus caesius* en enige ruderalen (*Linaria vulgaris*, *Cirsium arvense*, *Convolvulus arvensis* enz.). Deze begroeiing kan niet tot een bepaalde associatie worden gerekend.

Ook langs het hek van de spoorbaan naar Scheveningen kon men gedurende enige tijd nadat de rails waren verwijderd een begroeiing vinden, die tot het *Onopordion* gerekend dient te worden.

De overige soorten die kenmerkend zijn voor dergelijke standplaatsen zijn alle zeldzaam tot zeer zeldzaam. Het zijn *Onopordum acanthium*, *Reseda lutea*, *Melilotus albus*, *M. altissimus*, *Anchusa officinalis*, *Verbascum phlomoides*, *Oenothera muricata* en *O. lamarckiana*.

Het is wel zeker dat de verspreiding langs duinpaden van sommige der hier genoemde, zo opvallende en zich gemakkelijk vermeerderende kruiden opzettelijk is bevorderd (*Echium vulgare*, *Verbascum phlomoides*, *Oenothera biennis*). *Oenothera lamarckiana* is mij eerst sinds 1957 als adventief in de Wassenaaarse duinen bekend. Wel trof men de soort in verwilderde staat reeds vele jaren in een tweetal tuinen in Meijndel aan.

Volgens BRAUN-BLANQUET (1951) heeft men bij het *Onopordion acanthii* met oorspronkelijk natuurlijke, nitrofiële gezelschappen te doen, die evenwel door de mens sterk werden begunstigd. Het verbond heeft een in hoofdzaak Centraal- en Oosteuropese verbreiding. Het is wat betreft zijn voorkomen in Nederland, waar de grenzen van het areaal bereikt worden, geheel aan menselijke cultuur gebonden.

De *Echium vulgare-Melilotus albus*-ass., optimaal ontwikkeld in Midden-Europa (TÜXEN 1942, 1950, OBERDORFER 1949, SISSINGH 1950, VON ROCHOW 1951) is één van de tot dit verbond behorende associaties die het verst naar het atlantische westen doordringen. Behalve van Nederland, waar zij zich tot Duinen Fluviatiel district beperkt (WESTHOFF e.a. 1946, SISSINGH l.c.) is zij o.m. bekend van België (LEBRUN e.a. 1949, LAMBINON 1956) en N.-Frankrijk (DEN HARTOG & SCHROEVERS 1951, BOERBOOM 1959).

SISSINGH (l.c.) splitste de gemeenschap aanvankelijk in een tweetal associaties: het *Echieto-Verbascetum* (syn. *Echium-Melilotus*-ass. *typicum* Tx. 42) en het *Melilotetum albi-officinalis* (syn. *E.-M.*-ass. subass. met *Melilotus albus* Tx. 42). Later blijkt hij hierop te zijn teruggekomen (zie SISSINGH 1958).

### 31. ASPARAGUS OFFICINALIS VAR. PROSTRATUS-ALLIUM VINEALE-GEMEENSCHAP

Aan de periferie van de stad ligt een tweetal duinvalleien, die sinds vele jaren door de mens in cultuur zijn genomen: de Harstenhoek en de Duttendel. Eén tot twee meter hoge dijkes, opgeworpen bij de ontginning der valleien, verdelen

<sup>1)</sup> *Cynoglossum* bezit in de duinen een te grote oecologische amplitude om tot de kensoorten van deze associatie gerekend te mogen worden.

deze in enige grote en vele kleine percelen. In latere tijd is de Harstenhoek in gebruik geraakt voor het drogen en boeten van netten. De Duttendel lag lange tijd braak, in ieder geval sedert 1938, en leverde een aantal ideale voetbalweijtes voor de jeugd. Thans heeft de stedelijke bebouwing de Duttendel voor zich opgeëist.

In het voorgaande kwam het botanisch belang van deze terreinen reeds ter sprake (zie 11). Nog duidelijker zal dit op deze plaats aan de dag treden. De hier te behandelen gemeenschap van *Asparagus officinalis* var. *prostratus* en *Allium vineale* – een om meer dan één reden bijzonder interessant gezelschap – beperkte zich namelijk geheel tot deze valleien, die lang onder de invloed van de mens stonden. Men kan haar op de Harstenhoek aantreffen op de hellingen van de dijkes langs de randen der vallei (deze worden minder intensief belopen dan enige dijkhellinkjes meer naar het midden) en op het vlakke hierbij aansluitende terrein naast de afrastering en het ruiterspad. Op de Duttendel nam de gemeenschap overeenkomstige standplaatsen in.

Omtrent het ruderaal karakter van de *Asparagus-Allium*-gemeenschap is geen twijfel mogelijk (zie tab. 25). Verwantschap bestaat meer in het bijzonder met de *Artemisietea vulgaris* Lohm., Prsg. et Tx. 50 (orde *Onopordetalia acanthii* Br.-Bl. et Tx. 43), hoewel de kensoorten dezer syntaxa slechts zwak vertegenwoordigd zijn (*Saponaria officinalis*, *Artemisia vulgaris*, *Linaria vulgaris*, *Convolvulus arvensis*). Opmerkelijk is aan de andere kant het grote aantal soorten der droge duingraslanden (overwegend *Festuco-Brometea*), die in de gemeenschap een plaats vonden, zoals *Koeleria albescent*, *Calamagrostis epigejos*, *Galium verum*, *Ononis repens*, *Picris hieracioides* en *Helictotrichon pubescens*. Het sterkst trekt het optreden van enige oecologisch hiermee verwante taxa de aandacht, die men in de andere duingemeenschappen geheel mist of niet dan sporadisch ontmoet: *Asparagus officinalis* var. *prostratus*, *Allium vineale*, *Orobancha purpurea*, *Silene otites* en *S. conica*.

*Asparagus* vormt hier bijzonder forse planten met aan de voet geknikte, stevige, opstijgende stengels, die in juni rijk bloeien. Vooral destijds op de Duttendel was de liggende asperge zeer algemeen. Langs de afrastering van de Harstenhoek vindt men haar ook thans nog veelvuldig. In andere gezelschappen (*Anthyllis-Silene*-ass., *Taraxacum-Galium*-ass., *Erodium-Phleum*-ass.) is zij zeldzaam en minder vitaal. *Allium* wordt algemeen in de gemeenschap gevonden en ontbreekt daarbuiten volledig. *Orobancha purpurea* is – evenals de veel minder zeldzame *O. vulgaris* – een zeer wisselvallige verschijning. Sommige jaren ontbreekt deze parasiet waarschijnlijk. In 1958 kwam zij nog op ettelijke plaatsen en in talrijke individuen op de Duttendel voor. In 1959 trof ik haar voor het eerst op de Harstenhoek aan. Zij blijft beperkt tot de *Asparagus-Allium*-gemeenschap en verwante sterk ruderaal beïnvloede begroeiingen. *O. purpurea* woekert op *Achillea millefolium*. *Silene otites* was op de Duttendel algemeen in de *Asparagus-Allium*-gemeenschap. Thans treft men haar nog sporadisch aan in het aangrenzende duinterrein nabij het Pompstation (*Erodium-Phleum*-ass.). *Silene conica* komt zeer algemeen in de gemeenschap voor. Overigens is het een min of meer zeldzame soort in de *Plantago coronopus*-variant der *Erodium-Phleum*-ass. (zie 4b).

De beide *Silenes* bezitten een optimum in genetisch vroege stadia, gekenmerkt door een open vegetatiedek – een begroeiingstype dat misschien niet tot de gemeenschap moet worden gerekend. In het terrein zijn beide vegetatietypen nauw vervlochten en door allerlei overgangen verbonden, hetgeen een ruimtelijke scheiding zeer bemoeilijkt.

Via een open stadium met therofyten (*Silene conica*, *Cerastium semidecandrum*, een enkele maal *Phleum arenarium*) ontwikkelt zich de optimale fase van de *Asparagus-Allium*-gemeenschap. De verwonding van bodem en vegetatiedek, waaraan zij veelal is blootgesteld – ligging op talud of grenzend aan een ruiterspad dat periodiek vegetatievrij wordt gemaakt – brengt een begunstiging der

Tab. 25. *Asparagus officinalis* var. *prostratus*-*Allium vineale*-gemeenschap/-community

Nummer/Number of record	1	2	3	4	5	6
Jaar/Year	56	56	58	56	56	59
Maand/Month	7	7	7	6	6	6
Vindplaats/Locality	17	17	18	7	8	6
Expositie/Aspect	98°	98°	99°	98°	98°	98°
Helling in °/Slope in °	Z	ZW	-	-	-	ZO
Oppervlakte in m²/Area in sq.ms.	5	5	-	-	-	5-30
Soortental/Number of species	6	8	10	25	40	50
Bedekking in %/Cover in %	21	20	21	22	26	32
	50	70	80	90	90	98
FB a · <i>Asparagus officinalis</i> var. <i>prostratus</i>	1	+	+	1	+	2
FB (rud) a · <i>Allium vineale</i>	+				+	+
FB a · <i>Orobanche purpurea</i>			1			+
FB (rud) a · <i>Silene conica</i>	2	+	1	+	+	2
FB (rud) a · <i>S. otites</i>	+	2				
rud · <i>Bromus mollis</i>	1	+	+	+	+	+
rud · <i>Erodium cicutarium</i>	+	+	+	+	+	+
rud · <i>Diplotaxis tenuifolia</i>	+		+	1	+	1
rud · <i>Agropyron littorale</i>	2	+			+	1
rud · <i>A. repens</i>	+		2	3	1	
rud · <i>Capsella bursa-pastoris</i>	+			r	+	+
(rud) · <i>Plantago lanceolata</i>		+	+	r	+	+
(rud) · <i>Achillea millefolium</i>		+	3		+	1
· <i>Carex arenaria</i>	2	2	+	2	1	1
· <i>Festuca rubra</i> (var. <i>arenaria</i> et var. <i>indet.</i> )	2	2		3	3	3
· <i>Poa pratensis</i>		2	+	+	+	1
· <i>Hypochaeris radicata</i>	+	+	+			
FB <i>Cerastium semidecandrum</i>			+	+	+	+
FB <i>Koeleria albenscens</i>	1	1	+			+
FB <i>Galium verum</i>	1	3				2
FB <i>Ononis repens</i>	+				r	+
FB <i>Cerastium arvense</i>	+	+				
FB <i>Helictotrichon pubescens</i>					+	2
FB <i>Taraxacum agaurum</i>				r	+	
FB (rud) <i>Picris hieracioides</i>				+	+	+
rud <i>Artemisia vulgaris</i>				+		+
rud <i>Atriplex patula</i>				r	r	
rud <i>Convolvulus arvensis</i>		+				1
rud <i>Crepis capillaris</i>	+		+			
rud <i>Elymus arenarius</i>				r	+	
rud <i>Erigeron canadensis</i>			+		+	
rud <i>Linaria vulgaris</i>				+		r
rud <i>Saponaria officinalis</i>				2		2
(rud) <i>Taraxacum sect. Vulgaria</i>		+		r	+	+
<i>Calamagrostis epigejos</i>	+	+	2		1	
<i>Rubus caesius</i>			2			1
<i>Phleum pratense</i> var. <i>nodosum</i>	+	1				

FB Kentaxon/Characteristic taxon Festuco-Brometea  
rud Ruderaal/Ruderal taxon.

Addenda: No. 1 *Sedum acre* +. No. 2 *Equisetum arvense* +. No. 3 *Rumex acetosella* 2, *Bromus sterilis* r, *Galium mollugo* r. No. 4 *Daucus carota* +, *Senecio jacobaea* r. No. 5 *Dactylis glomerata* +, *Cynoglossum officinale* r. No. 6 *Bromus tectorum* +, *Cerastium holosteoides* +, *Orobanche vulgaris* +, *Phleum arenarium* +, *Tragopogon pratensis* +.

Nadere gegevens: No. 1 Duttendel, kapot getreden begroeiing op walletje. No. 2 Id.,

langs rand zandafgraving. No. 3 Id., overhoek. No. 4/5 Harstenhoek, strook langs ruiterspad en afrastering. No. 6 Id., walletje langs vallei.

*Local data:* No. 1 Duttendel, vegetation on low bank, trodden and broken down. No 2 Id., bordering digging of sand. No. 3 Id., fallow plot. Nos. 4/5 Harstenhoek, zone along bridle-path and fence. No. 6 Id., low bank bordering the valley.

geofyten met zich mee (*Asparagus*, *Allium*, *Agropyron*, *Festuca rubra*, *Carex arenaria*). De begroeiing heeft het aanzien van een matig tot goed gesloten grasland. De schuin omhoog gerichte, blauwgroene stengels van *Asparagus* vormen hierin een opvallend element.

De gemeenschap is mij niet van enig ander gebied bekend. Gezien het areaal der meest kenmerkende soorten kan zij eventueel alleen elders in het Duindistrict worden verwacht.

De *Asparagus-Allium*-gemeenschap vertoont in verschillende opzichten overeenkomst met een terloops door VON ROCHOW (1951) genoemd *Agropyron repens-Picris hieracioides*-stadium, een vegetatie die zich na enige jaren in verwaarloosde wijncultures in Z.O.-Duitsland ontwikkelt uit de *Geranium rotundifolium-Allium vineale*-ass. (Von Rochow 48) Tx. 50. Verdere successie leidt daar tot het *Mesobromion* of *Quercion pubescentis*.

Het is niet duidelijk welke rangorde aan de gemeenschap moet worden toegerekend. Zij neemt een intermediaire plaats in tussen de *Festuco-Brometea* en de *Artemisietea vulgaris*.

### 32. EU-ARCTION Tx. 37 EM. SISSINGH 46

Het *Eu-Arction* omvat min of meer sterk nitrofiële, overwegend uit meerjarige soorten bestaande onkruidbegroeiingen langs randen van wegen, op mesthopen en op ruderaal terreinen. Veelal ontstaan de tot dit verbond te rekenen vegetaties uit therofyten-rijke pioniergezelschappen, behorend tot *Sisymbrium officinalis*.

Ook in de Wassenaarse duinen valt bij verschillende der tot dusver behandelde ruderaal gemeenschappen een successietendens in de richting van het *Eu-Arction* te bespeuren, namelijk bij de *Bromus tectorum-Corispermum hyssopifolium*-ass., de *Hordeum murinum-Bromus sterilis*-ass. en de *Echium vulgare-Melilotus albus*-ass.. Om een goed ontwikkeld *Eu-Arction* te doen ontstaan en in stand te houden blijkt de bodem echter in de meeste gevallen te humus- en te stikstofarm. De duidelijkste voorbeelden van een *Eu-Arction* moet men dan ook zoeken op enige relatief intensief of langdurig door de mens beïnvloede plaatsen, zoals langs de duinweg aan het eind van de Boulevard, nabij woningen aan het Wassenaarse Slag en plaatselijk in de vallei Meijndel. In dergelijke begroeiingen kunnen *Cirsium arvense* en *Artemisia vulgaris* domineren en laten voorts *Arctium pubens*, *Urtica dioica*, *Agropyron repens* en *Diplotaxis tenuifolia* vrijwel nooit verstek gaan. Men zou hier kunnen spreken van een *Tanacetum vulgaris-Artemisia vulgaris*-ass. (syn. *Tanaceto-Artemisietum vulgaris* Br.-Bl. (31) 49), fragmentair ontwikkeld wegens het ontbreken van *Arctium lappa* en *Tanacetum vulgare*.

Wanneer bovendien enige schaduw wordt geboden – hetgeen b.v. rond de boerderij Meijndel het geval is – vindt men *Artemisia* niet, terwijl *Cirsium arvense* zijn plaats als dominant afstaat aan *Urtica dioica*, *Arctium pubens* en eventueel *Rumex obtusifolius*. Tevens doen enige meer uitgesproken ombrofyten hun intrede: *Melandrium rubrum*, *Glechoma hederacea* en *Torilis japonica*. Het blijkt dat deze vegetaties overeenkomen met de voor W.-Ierland beschreven be-

groeiingen behorend tot de *Arctium pubens-Rumex obtusifolius*-ass. Br.-Bl. et Tx. 52, een gemeenschap die daar behalve door de beide naamgevende soorten gekenmerkt is door *Torilis japonica* en het abundant-dominant voorkomen van *Urtica dioica*. Kensoorten van de *Tanacetum-Artemisia*-ass. ontbreken in onze begroeiingen evenals in de Ierse opnamen volledig.

Een korte bespreking vraagt nog de plantengroei op en nabij de uit de jaren 1940-'45 daterende bunkers, die op ettelijke plaatsen aan de landzijde van de zeereep liggen. De onkruidbegroeiingen, die hier tot een aantal jaren na de oorlog aangetroffen werden (*Tanacetum-Artemisia*-ass.), hebben merendeels geleidelijk het veld moeten ruimen. Toch heeft ook het huidige plantendeck een min of meer duidelijk ruderales inslag. Deze openbaart zich door het abundante optreden van o.m. *Ammocalamagrostis baltica*, *Rubus caesius*, *Poa pratensis* en (meer lokaal) *Elymus arenarius* en *Diploaxis tenuifolia*; daarnaast door het relatief frequente voorkomen van *Cirsium arvense*, *C. vulgare*, *Agropyron repens*, *Convolvulus arvensis* e.d.. Op een bunker juist ten Z. van het Wassenaarse Slag heeft *Lepidium draba* zich massaal ontwikkeld.

Over het algemeen houden de begroeiingen van het *Eu-Arction* zich evenwel lang in stand. Tenslotte kunnen zij door struweel worden verdrongen. Bij voortdurend van de menselijke invloed vormt het *Eu-Arction* stationaire vegetaties. Het *Eu-Arction* treft men in Nederland in alle plantengeografische districten aan. Het areaal van het verbond beslaat geheel Europa met uitzondering van het uiterste noorden en het mediterrane gebied. SISSINGH (1950, areaalkaart) geeft een te beperkt gebied aan. De *Tanacetum vulgaris-Artemisia vulgaris*-ass. dringt naar het W. en vooral naar het O. minder ver door. De *Arctium pubens-Rumex obtusifolius*-ass. was tot dusver uitsluitend van W.-Ierland bekend.

## TOELICHTING BIJ DE VEGETATIEKAART

De vegetatiekaart kwam tot stand in de jaren 1954 en 1955. Zij verscheen reeds eerder als bijlage bij „Beplanting en Recreatie in de Haagse Duinen” (Rapport van de Adviescommissie Duinbeplanting, 1958). In de bijdrage over de vegetatie van het daarin behandelde duingebied wordt het bij de kartering beoogde doel en de hiernaar ingerichte legenda uitvoerig besproken. In het kort komt hetgeen betoogd werd op het volgende neer.

De voornaamste aanleidingen tot het vervaardigen van een vegetatiekaart waren: (a) De ingrijpende veranderingen in het milieu, die zich op korte termijn zouden voltrekken als gevolg van de op handen zijnde infiltratie met rivierwater; (b) de behoefte aan een grondslag bij het beheer van het terrein, vooral met betrekking tot recreatie en natuurbescherming. Bij de kartering werd in verband hiermee speciale aandacht geschonken aan: (a) de vegetatie der valleien, waartoe immers de te verwachten veranderingen in de begroeiing zich in hoofdzaak zouden beperken; (b) de aanwezigheid van vochtindicatoren; (c) de resistentie tegen betreding; (d) de uit natuurwetenschappelijk oogpunt bijzonder belangwekkende vegetatietypen. Samenhangend met verschillende factoren was een schaal 1 : 5000 de meest aangewezen. Deze schaal laat echter voor het onderhavige terreintype geen zeer gedetailleerde kartering van de vegetatie toe. Mozaïeken en complexen moesten daarom in enkele gevallen als zodanig worden aangegeven. Vegetatietypen met een sterk versnipperd areaal konden soms niet opgenomen worden (ruderales gemeenschappen).

Het zal duidelijk zijn dat in verband met het voorgaande de legenda van de vegetatiekaart geenszins in alle onderdelen parallel loopt aan de in deze publicatie gegeven indeling. Daarenboven bracht het voortgezet vegetatiekundig onderzoek met zich mee dat aan enige gemeenschappen een andere naam of enigszins gewijzigde omgrenzing toegekend moest worden.

Hieronder volgt voor de respectieve legenda-eenheden – waar nodig – een nadere uiteenzetting.

3. Dichte grasmat van *Calamagrostis epigejos*, *Festuca ovina* var. *frisia*-*Galium verum* var. *littorale*-ass., veelal ontstaan door degeneratie van berkenbossen.
5. IJle vegetatie van *Agrostis canina* var. *arida*, arm aan *Phanerogamae*. Identiek met *Agrostis canina* var. *arida*-*Polytrichum juniperinum*-gemeenschap.
6. Grasmat van *Agrostis tenuis*, *Festuca rubra* en/of *Poa pratensis*. Identiek met *Ranunculus bulbosus*-*Trifolium striatum*-ass..
9. Sociaties en consociaties van *Rubus caesius*, *Salix repens* en *Hippophaë rhamnoides*. Omvat a. *Hippophaë rhamnoides*-consociatie met degeneratiefase (*Ammophila*-*Festuca*-*Rubus*-begroeiing, zie p. 57) en b. *Polypodium vulgare*-*Salix repens* subsp. *arenaria*-ass..
10. *Hippophaëto-Ligustrum* en opgaand bos. Differentiërend: droogte-indicatoren. Omvat a. *Hippophaë rhamnoides*-*Ligustrum vulgare*-ass. subass. v. *Asparagus officinalis* p.p., b. *Convallaria majalis*-*Quercus robur*-ass. en e. *Crataegus monogyna*-*Betula pubescens*-ass. typische subass. p.p..
11. Als vorige. Diff.: nitrofielen. Omvat a. *Hippophaë rhamnoides*-*Sambucus nigra*-ass., b. *Hippophaë rhamnoides*-*Ligustrum vulgare*-ass. subass. v. *Asparagus officinalis* p.p. en c. *Crataegus monogyna*-*Betula pubescens*-ass. typische subass..
12. Opgaand bos en (minder algemeen) *Hippophaëto-Ligustrum*. Diff.: vochtindicatoren. Omvat a. *Alnion glutinoso-incanae* p.p., b. *Salicion albae*, c. *Alnion glutinosae* en d. *Hippophaë rhamnoides*-*Ligustrum vulgare*-ass. subass. v. *Eupatorium cannabinum* p.p..
13. Als vorige. Diff.: nitrofielen en vochtindicatoren. Omvat a. *Crataegus monogyna*-*Betula pubescens*-ass. subass. v. *Mentha aquatica*, b. *Alnion glutinoso-incanae* p.p. en c. *Hippophaë rhamnoides*-*Ligustrum vulgare*-ass. subass. v. *Eupatorium cannabinum* p.p..

## SAMENVATTING

De duinen gelegen tussen Scheveningen en het Wassenaarse Slag, hier aangeduid als de Wassenaarse duinen, vormen het wingebied van de Duinwaterleiding van 's-Gravenhage. Zij beslaan een oppervlakte van ca. 1800 ha. Sinds 1955 wordt dit gebied in verband met de drinkwatervoorziening kunstmatig geïnfilteerd.

Deze studie geeft een beschrijving van de plantengemeenschappen die in dit duingebied werden aangetroffen vóórdat de gevolgen van de infiltratie zich op de begroeiing deden gevoelen. In combinatie met onder meer de reeds eerder vervaardigde vegetatiekaart (zie Bijlage) stelt deze beschrijving ons in staat de wijzigingen in de vegetatie, die zich thans onder invloed van de bevoeiing voltrekken, te bestuderen.

Voor dit onderzoek werd gebruik gemaakt van de vegetatiekundige methodiek volgens BRAUN-BLANQUET. In enkele gevallen, nl. waar het karakter van de vegetatie daartoe aanleiding gaf, werd evenwel aangesloten bij de beschrijvings-techniek der Skandinavische auteurs. In de algemene inleiding wordt vrij uitvoerig ingegaan op enige moeilijkheden van principiële aard, die zich bij de classificatie van vegetatie-eenheden overeenkomstig het zg. Frans-Zwitserse systeem voordoen. Het blijkt dat deze moeilijkheden veelal worden ontgaan bij een classificatiesysteem dat zich baseert op het synusium. Meer aandacht voor een indeling naar dit principe binnen de kring der Frans-Zwitserse vegetatiekundigen ware gewenst.

Bij de beschrijving is naast de floristische samenstelling en het areaal der gemeenschappen veel aandacht geschonken aan hun onderlinge betrekkingen. Binnen de hoofdstukken, die in grote lijn bij de plantenformaties aansluiten, richt de indeling zich dan ook naar de successie.

Een opsomming der behandelde gemeenschappen vindt men in de inhoudsopgave. De plaats der gemeenschappen in het Frans-Zwitserse systeem blijkt uit het overzicht op p. 10. De hier gebezigde indeling wijkt van de gebruikelijke af ten aanzien van de rangschikking der *Anthyllis vulneraria-Silene nutans*-ass. en *Festuca ovina-Galium verum*-ass. onder het *Koelerion albescentis* (voorheen geplaatst in het *Bromion erecti* resp. *Corynephorion canescentis*). Een successieschema wordt aangetroffen op p. 12.

In deze publikatie worden onder meer twee nieuwe onderverbonden en vijf nieuwe associaties geïntroduceerd, van welke hier een korte karakteristiek volgt.

*Erodio-Koelerion albescentis*. Veelal enigszins open duinvegetaties overwegend gevormd door *Bryochamaephyta*, *Chamaephyta lichenosa* en *Therophyta*. Min of meer kalkrijk substraat. Vb.: *Erodium glutinosum-Phleum arenarium*-ass..

*Luzulo-Koelerion albescentis*. Gesloten duingraslanden, latere successiestadia vertegenwoordigend. Overheersende levensvorm: *Hemicryptophyta*. Bodem als regel oppervlakkig enigszins ontkalkt. Vb.: *Taraxacum obliquum-Galium verum*-ass..

*Erodium glutinosum-Phleum arenarium*-ass.. Voor dezen beschouwd als typische subass. van het *Tortuleto-Phleetum arenarii* (Massart 08) Br.-Bl. et De L. 36. Op grond van de belangrijke vegetatiekundige verschillen tussen deze gemeenschap en de door WESTHOFF voor het Waddendistrict beschreven *Jasione montana* var. *litoralis*-subass. acht ik de splitsing van het *Tortuleto-Phleetum* der Nederlandse duinen in een tweetal associaties gewenst: de *Erodium glutinosum-Phleum arenarium*-ass. beslaat het Duindistrict en strekt zich Z.-waarts uit tot in N.-Frankrijk, de *Jasione montana* var. *litoralis-Phleum arenarium*-ass. komt voor in het Waddendistrict en op de Duitse Waddeneilanden.

*Didymodon recurvirostris-Tortella flavovirens*-ass.. Een micro-associatie, in hoofdzaak uit cryptogamen bestaande, die wordt aangetroffen in de kalkrijke duinen van het Duindistrict. Zij ontwikkelt zich hier uitsluitend bij N.-exposities op kleine, vaak nagenoeg loodrechte wanden, die kunnen ontstaan door graverij van konijnen.

*Ranunculus bulbosus-Trifolium striatum*-ass.. Een matig begraasd of ruderaal beïnvloed duingrasland op volledig ontkalkte bodem. De typische subass. komt voor op duinruggen van het oude duinlandschap. De voor de Wassenaarse duinen beschreven *Koeleria albescentis*-subass. treft men vnl. aan op de voor het drogen van visnetten in gebruik zijnde Harstenhoek.

*Hippophaë rhamnoides-Sambucus nigra*-ass.. Een gemeenschap die reeds eerder werd herkend en beschreven (*Hippophaëto-Ligustretum asparagetosum* *Hippophaë*-variant Meltzer 41), maar die naar haar floristische samenstelling, synoecologie en areaal sterk afwijkt van het overige duinstruweel (*Hippophaëto-Ligustretum* s.s.) en als afzonderlijke associatie dient te worden opgevat.

*Crataegus monogyna-Betula pubescens*-ass.. Dit duinberkenbos werd oorspronkelijk eveneens onder het *Hippophaëto-Ligustretum* gevat (*betuletosum albae* Meltzer 41). Aangezien de vereniging van struweel en bos binnen één associatie onaanvaardbaar is, werd ook het duinberkenbos uit het *Hippophaëto-Ligustretum* gelicht. De opstelling van een afzonderlijke associatie vindt haar rechtvaardiging in de zeer eigen structuur en samenstelling van dit bos.



## VERANTWOORDING

Dit onderzoek werd verricht onder leiding van Prof. Dr. H. J. VENEMA, Directeur van het Laboratorium voor Plantensystematiek en -geografie. De Directeur van de Duinwaterleiding van 's-Gravenhage alsmede Dijkgraaf en Hoogheemraden van het hoogheemraadschap van Rijnland verleenden hun medewerking. Dr. V. WESTHOFF verstrekke mij waardevolle adviezen. Dr. S. J. VAN OOSTSTROOM, Th. J. REICHGELT, Prof. Dr. Ir. J. L. VAN SOEST, Dr. J. J. BARKMAN en Dr. R. A. MAAS GEESTERANUS determineerden plantenmateriaal voor mij. Leden van het personeel van genoemd Laboratorium waren mij behulpzaam bij de voorbereiding en het gereed komen van deze publikatie.

Het drukken van de vegetatiekaart is mogelijk gemaakt door de financiële steun van de gemeente 's-Gravenhage, het Prof. Dr. G. L. Funke-fonds en de Koninklijke Maatschappij Diligentia.

Jegens de genoemde personen en instanties betuig ik op deze plaats mijn grote dank.

## SUMMARY

### A. GENERAL PART

#### I. GENERAL INTRODUCTION

##### *a. Geographical outline of the surveyed area*

A continuous system of sand dunes, often of considerable width and height, is situated along the greater part of the coast of Holland. It was deposited from the 9th century onward. South of the village of Bergen (Holland), conterminous with the phytogeographic "Dune District", the fresh dune sand is calcareous (3% carbonate or more) while N of this village ("Wadden District") the lime content remains far less than 1%, often not exceeding ca. 0.2%. Behind this dune strip, referred to as "young dune landscape", a less elevated "old dune landscape" is generally found, consisting of one or more ranges of old beach banks separated by beach flats. In contrast to the young dunes, the old dune landscape is strongly decalcified and, moreover, at many places almost completely leveled.

The Wassenaar Dunes comprise the young dune landscape between the urban conglomerate of Scheveningen-The Hague in the SW and the Wassenaarse Slag - road from Wassenaar to the beach - in the NE, i.e. an area of 7 kms. in length and 2000-3250 ms. in width.

Against the sea the dunes are protected here by a firm coastal ridge, well over 20 ms. in height and partly 150 ms. broad. Beyond this ridge, which is subject to a slight erosion, a varied landscape with a marked relief extends. Parabola shaped dunes, the highest reaching till 30 ms., alternate with smaller or greater "lows". Based on geomorphic and botanic criteria several belts parallel to the shore are discernible in this area (cf. BOERBOOM 1957b). A conspicuous feature is a series of relatively large dune valleys, some 2 kms. from the shore (Meijendel, Kijfhoek, Bierlap), mainly covered with birch-woods. To the landward the dunes rise from these "dells" to a well-marked final ridge up to 30 ms.; this ridge is followed by a steep drop to the inland low-lying country.

The Wassenaar Dunes are exploited as catchment area of the Dune Water-Works of The Hague since 1874. The same authority manages the dunes, except

f or a strip of 300 ms. adjoining to the shore which is supervised by the polder-board.

#### *b. Aim*

For several reasons the Wassenaar Dunes suffer from progressive desiccation since many years. From ca. 1885 onward the extraction of water on behalf of the drinkwater supply of The Hague in particular caused a serious decline in the ground water table. This caused the disappearance of many hygrophilous plants and almost entirely destroyed the plant communities dependent on a high phreatic level. Nevertheless a botanically rich and ecologically most interesting dune area remained.

At the end of 1955 the artificial fresh water infiltration of the Wassenaar Dunes was started. The water table has been rising steadily since. This fundamental environmental change caused, and still causes, equally fundamental biological changes, which were recorded periodically (BOERBOOM 1958b, 1960). In this publication a detailed description is given of the plant communities present just before the rise of the phreatic level.

Special attention was paid to their syngenetic correlations and their local as well as regional distribution. A vegetation map and a historical survey of the studied area were published earlier (cf. Appendix, resp. BOERBOOM 1958d). The results of edaphic and microclimatologic investigations will be issued separately.

#### *c. Methodology*

In describing and classifying plant communities the BRAUN-BLANQUET system was applied in principle. It appeared, however, that BRAUN-BLANQUET's method was not quite suitable for some well-marked and common types of vegetation found here, e.g. certain communities poor in species or deviating in structure. In these cases use was made of the Scandinavian method for phytosociology.

Some difficulties when classifying plant communities according to the BRAUN-BLANQUET system are discussed. To some extent these difficulties arise from deviations in the correlated occurrence of the respective vegetation layers (synusia) constituting a phytocoenose, which is illustrated by examples found in the present and in other publications. Sometimes, therefore a classification of synusia appears to be preferable.

In future more attention should be paid to the synusium as a fundamental unit in classification. Actually, this method sometimes is practised by "French-Swiss" phytosociologists, either openly or disguised. A synthesis of the two systems of ecological classification may be desirable and needed but a restatement as to principles, terms and method is essential if ambiguity in data and results is to be avoided.

#### *d. Grouping of the material*

The arrangement of the chapters is based on the plant formation. In the chapters syngenetics served for a guidance. In order to provide a survey of the systematic value of the plant communities dealt with, the schedule on page 10 was added. An outline of succession is given on p. 12.

## II. EXPLANATORY NOTES

### a. Nomenclature

Idiosystematic nomenclature corresponds with:

1. HEUKELS & VAN OOSTSTROOM, 1956 (*Cormophyta* with the exception of the genus *Taraxacum*);
2. HEGI, 1906-'31, 1935- (infraspecific taxa as far as not stated in 1.);
3. VAN SOEST, 1957 (*Taraxacum*);
4. VAN DER WIJK & MARGADANT, 1947 (*Bryophyta*);
5. ERICHSEN, 1957 (*Lichenes*).

Generally, the infraspecific taxa of the plants listed on p. 7 were not recorded.

In phytosociological literature the names of syntaxa are not uniform. In the present publication variant, subassociation, and association names are consistently formed as a compound of the name(s) of the taxon (taxa). Syntaxa of higher rank have the usual ending *-ion* for (sub)alliance, *-etalia* for order and *-etea* for class. Synsystematic terms were provided with the name(s) of the author(s) only when used for the first time.

### b. Explanation of the tables

In the records the BRAUN-BLANQUET scale for abundance - dominance was applied. The estimation for sociability was omitted in the tables.

The locality of the sample plot was given by two "coordinates", the first stating the distance to the shore in hms., the second the latitude according to the km. coast-marks.

The taxa were arranged according to their occurrence in the vegetation layers and their ecological value. Three groups were indicated: (1) faithful & constant taxa (characteristic combination; marked \*), (2) differential taxa (framed in the tables), (3) other taxa.

The symbols placed before the taxa have the following meaning:

- a faithful taxon of local value of the community (association)
- A faithful taxon of regional value of the association
- V id. of the alliance
- O id. of the order
- K id. of the class
- Δ differential taxon exclusively of regional importance

Phenologic conditions and vitality were stated as follows:

- k seedling
- juv juvenile plant
- fl flowering
- fr fructiferous
- reduced vitality
- ! luxurious growth
- † died off

## B. SPECIAL PART

### I. YELLOW AND FIXED DUNE COMMUNITIES

#### Introduction

Floristically, ecologically and physiognomically the communities dealt with in this chapter are rather a heterogeneous group. There are open pioneer vegeta-

tions where surface movement of sand may be considerable and *Geophyta* predominate (*Elymus-Agropyron*- and *Elymus-Ammophila*-ass.). There are also more or less closed plant covers under more stable conditions, dependent on the age of the vegetation and on local conditions, chiefly consisting of *Therophyta* and *Bryochamaephyta* (*Erodium-Phleum*-ass.), *Chamaephyta lichenosa* (*Viola-Corynephorus*-ass.) and *Hemicryptophyta* (e.g. *Taraxacum-Galium*- and *Anthyllis-Silene*-ass.). Combined these communities cover the greater part of the Wassenaar Dunes. As a rule they occur on localities which are little favourable for shrub- or tree-growth, e.g. places exposed to strong winds or intensive insolation, to treading or heavy grazing (rabbits). Elsewhere they appear as initial, or transitional, stages in the succession to dune scrub.

According to old reports yellow dunes formerly predominated in this region. In the past 80 years, however, the dunes became more and more fixed. A recent investigation demonstrated that in the last decades dune scrub is encroaching at the cost of moss-, lichen-, and grassland-vegetation, notwithstanding the presence of numerous rabbits during that period.

It is presumed that this tendency will continue, especially as the number of rabbits decreased strongly since the outbreak of myxomatose.

### 1. *Elymus arenarius-Agropyron junceum*-ass.

The foot of the dunes near Wassenaar is more or less stable, though locally subject to slight erosion. The *Elymus-Agropyron*-ass., bound to shores with some degree of sand accumulation, therefore is of minor importance here. On this shore *Agropyron junceum* only occasionally builds up isolated hummocks of sand, which are, as a rule, swept away by winter-gales. Other species are entirely absent. At the foot of the main ridge *Agropyron junceum* associates with *Ammophila arenaria*, *Ammocalamagrostis baltica*, and *Elymus arenarius*.

This association, formerly described as *Agropyretum boreo-atlanticum*, is known from NW-European shores. *Honckenya peploides* – though absent in the explored region – is, next to *Agropyron junceum*, the most characteristic species. Often, however, the community is developed as an *Agropyron*-facies containing almost no other species. In The Netherlands the *Elymus-Agropyron*-ass. is mainly restricted to the shores of the islands in the N and SW of the country.

Vicarious communities are the *Euphorbia paralias-Agropyron junceum*-ass. in S Ireland and W France, and the *Agropyron junceum* subsp. *mediterraneum-Cyperus mucronatus*-ass. in the mediterranean region.

### 2. *Elymus arenarius-Ammophila arenaria*-ass.

From the shore a continuous and relatively steep dune cliff rises to heights between 12 and 23 ms.. On top of it the *Elymus-Ammophila*-ass., developed as subass. of *Festuca rubra* subsp. *dumetorum*, forms an open plant cover. As a rule *Ammophila arenaria* is the dominating species, but locally *Ammocalamagrostis baltica*, *Elymus arenarius*, or *Festuca rubra* (subsp. *dumetorum* and var. *arenaria*) may be dominant. Besides *Agropyron junceum* and *Sonchus arvensis* occur regularly. During gales sand accumulates in this vegetation, but the deposit is never sufficient to initiate the typical subass..

On the seaward slope of the coastal ridge sand deposits are negligible. Owing to the unfavourable environment these species, partly planted by man for coast-defence, grow weakly. If the sand movement decreases while shelter against wind increases, *Hippophaë rhamnoides* may become established in the main ridge and

the *Elymus-Ammophila*-ass. may develop into scrub (*Sonchus*-variant of the *Hippophaë*-sociation, 14). Finally, succession leads to the *Hippophaë rhamnoides-Sambucus nigra*-ass. (17).

On a greater distance from the shore more stable conditions prevail. Consequently, the *Elymus-Ammophila*-ass. is rare. The community is still poorer in species, *Ammophila* being the only coloniser. In a later stage *Festuca rubra* var. *arenaria* arrives (cf. 3). As the dune surface gains stability the *Elymus-Ammophila*-ass. is replaced by the *Erodium glutinosum-Phleum arenarium*-ass. (4).

The range of the *Elymus-Ammophila*-ass. on the whole corresponds with that of the *Elymus-Agropyron*-ass.. The former is more common, though, and nearly always present where coastal dunes occur.

The composition of the community changes gradually from S to N: *Euphorbia paralias*, *Calystegia soldanella*, and *Eryngium maritimum* disappear in this sequence, while *Honckenya peploides*, *Elymus arenarius*, *Ammocalamagrostis baltica*, and *Lathyrus maritimus* put in an appearance. Combined with some other Mediterranean-Atlantic elements the former species differentiate the *Euphorbia paralias-Ammophila arenaria*-ass., the vicarious coastal association of the southern Atlantic.

### 3. *Festuca rubra* var. *arenaria*-sociation (tab. 1)

Usually this sociation forms part of a vegetation belt occurring after renewed shifting of sand in dunes previously fixed. In places with the largest sand deposits the *Elymus-Ammophila*-ass. (*Ammophila*-facies) becomes established. Where sand movement is feeble, the *Erodium glutinosum-Phleum arenarium*-ass. covers the soil. An intermediate zone where the sand deposits are too small to support an *Ammophiletum*, but too large to enable the *Erodium-Phleum*-ass. to develop, can be designated. Here the *Festuca rubra* var. *arenaria*-sociation appears. Only in the transitional belts to the adjoining communities additional species occur.

The *Festuca rubra* var. *arenaria*-sociation is rather common in the Wassaenaar Dunes but covers in general only small areas. It is found in dunes along the North Sea and on the Baltic coasts.

### 4. *Erodium glutinosum-Phleum arenarium*-ass. (tab. 2)

When the dune surface gains stability an appreciably greater variety of plants can survive. Some new perennials arrive, but especially annuals become more and more abundant. In addition, several mosses make their appearance as pioneers. Together these plants provide a cover, often somewhat open, but as a whole providing a better protection against wind attack. The species concerned are able to endure a slight accretion of fresh sand.

This community, described as *Tortuleto-Phleetum arenarii* by BRAUN-BLANQUET & DE LEEUW (1936), is very characteristic of young, calcareous dune soils little liable to shifting. WESTHOFF (1947) distinguished between two subassociations: *T.-Ph. typicum* bound to the phytogeographical Dune District (dunes rich in lime) and *T.-Ph. jasionetosum* bound to the Wadden District (dunes poor in lime).

In the present publication the division of the *Tortuleto-Phleetum* of the Dutch dunes into two separate associations is suggested. The terms *Erodium glutinosum-Phleum arenarium*-ass. and *Jasione montana* var. *litoralis-Phleum arenarium*-ass. are proposed. From the Wassaenaar Dunes, two subassociations of the *Erodium-Phleum*-ass. are described, each of which comprising four variants.

(1) Typical subass. (a) Typical variant. Relative optimum: *Tortula ruralis* var. *arenicola*. An open pioneer-vegetation on soil rich in lime. Often subject to some sand movement. A very common community only absent on the seaward face and crest of the coastal ridge and in some parts of the innermost dunes. (b) *Plantago coronopus*-variant. Narrow belts along foot- and cycle-paths, intercalated between a *Polygonum avicularis* (established between the paving-stones) and a *Sisymbrium officinalis* (shielded by the fence). (c) *Eryngium maritimum*-variant. A conspicuous vegetation on S slopes, restricted to a well-defined belt parallel to the shore. In this vegetation *Eryngium* flourishes and propagates abundantly. On the other hand this species is completely absent in the near-by coastal ridge, where the *Elymus-Ammophila*-ass. is the prevailing community. It seems not justified to take *Eryngium* in the *Erodium-Phleum*-ass. as a relic of an earlier *Elymus-Ammophila*-ass., as might be suggested by its usual presence along the Dutch coast in the latter association. (d) *Stellaria media* subsp. *pallida*-variant (tab. 2 & 3, fig. 1). A zoogenic community, prevailing in sea-gull colonies. In summer the vegetation, trodden and broken down, looks withered and dry. In autumn, however, annuals germinate profusely, developing a close, green cover in winter. In that season *Stellaria media* subsp. *pallida* absolutely dominates. The annuals chiefly flower in spring. In fig. 1 a schedule illustrates the habit of the principal species in this variant. Dependent on the weather conditions considerable deviations from the mean values may occur.

(2) *Cladonia*-subass. (a) Typical variant. If sand movement ceases *Tortula ruralis* var. *arenicola* yields its place to several mosses or lichens and the typical variant of the *Cladonia*-subass. becomes established. Within this variant facies of *Hypnum cupressiforme* var. *elatum*, *Ditrichum flexicaule* var. *densum*, *Ceratodon purpureus*, *Cladonia alpicornis*, and *C. rangiformis* are met with. (b) *Helictotrichon pubescens*-variant. A transitional vegetation to the *Taraxacum obliquum-Galium verum*-ass. (6) or the *Anthyllis vulneraria-Silene nutans*-ass. (7). (c) *Rhacomitrium canescens*-variant. This community either succeeds variant (2a) or appears as a first coloniser on sand relatively poor in lime (innermost dunes). In the latter case succession tends to the *Viola canina-Corynephorus canescens*-ass. (5). (d) *Evernia prunastri*-variant. Significant on account of the terrestrial occurrence of the epiphytes: *Evernia prunastri*, *Parmelia physodes*, and – rare though locally abundant – *Usnea articulata* subsp. *intestiniformis*. A pioneer community on soil poor in lime, closely related to variant (2c), but less common. Succession to the *Viola canina-Corynephorus canescens*-ass. (5).

By the establishment of shrubs (*Hippophaë rhamnoides*, *Salix repens* subsp. *arenaria*) the *Erodium-Phleum*-ass. develops into scrub. The result of the succession depends on the local environment. Under extreme conditions (exposure to strong winds and intensive insolation) succession will be retarded and terminate at an earlier stage.

The area of the *Erodium-Phleum*-ass. extends from the phyto-geographical border between Wadden District and Dune District near Bergen (Holland) southward to N France (Normandy?). The geographical differentiation is rather small. The subdivision of the community in the Belgian dunes according to HEINEMANN, runs parallel to the one applied here. Vicarious associations are known from (1) the Dutch Wadden District and the adjacent E-Frisian Islands (*Jasione montana* var. *litoralis-Phleum arenarium*-ass., see before), (2) the Baltic coast of Germany, (3) English dunes, (4) Ireland ("*Viola curtisii-Syntrichia ruralis*-ass.") and (5) the Atlantic coasts of France.

5. *Viola canina* var. *dunensis*-*Corynephorus canescens*-ass. (tab. 4)

In later phases of the *Erodium-Phleum*-ass. lichens become prominent. As leaching of the upper horizon progresses the shallow rooted calcicolous mosses and annuals, characteristic of that association, tend to disappear completely. The *Erodium-Phleum*-ass. is replaced by a new community: the *Viola canina* var. *dunensis*-*Corynephorus canescens*-ass.. In transitional stages *Rhacomitrium canescens*, *Cladonia rangiformis*, and *C. alpicornis* may be dominant species. Later phases of development are marked by facies of *Polytrichum juniperinum*, *Cladonia sylvatica*, and *C. glauca*. Finally these cryptogams constitute a close, grey carpet, covering in the innermost dunes large areas uninterruptedly.

The association was described by WESTHOFF (1947: "*Violeto-Corynephoretum dunense*") from decalcified dunes of the Wadden District and assigned to *Corynephorion canescentis*. This view is followed here. It can be argued, however, to distinguish between early stages, often of pioneer character, in which *Corynephorus canescens* thrives (*Corynephorion canescentis* s.s.; scarcely present in the Wassenaar Dunes) and (2) the terminal stages with predominance of cryptogams, cormophyta being of minor importance. Frequently *Corynephorus* appears to lose vigour in a dense cover of cryptogams.

An outstanding feature of the *Viola-Corynephorus*-ass. of the Wassenaar Dunes is the regular – in part abundant – occurrence of such species as *Koeleria albescens*, *Erodium glutinosum*, and *Phleum arenarium*, representing *Koelerion albescentis*. This is due to the fact that decalcification was complete only in the upper thin layer, lime being demonstrable at depths between 7 and 20 cms.. These species – *Galium verum* var. *litorale* may be added – differentiate the sub-association of *Koeleria albescens*, as distinguished in the present publication.

The cover by the *Viola-Corynephorus*-ass. is easily disturbed by burrowing, treading or even heavy down-pours. Then the wind may attack the bare dune surface and cause renewed shifting. Otherwise the community seems rather stable. The establishment of shrubs is difficult. By vegetative propagation *Salix repens*, *Rubus caesius*, *Populus canescens*, and *P. nigra* may spread over the lichen-cover and gradually oust it.

The area of the association is N-Atlantic. In the Dutch Dune District, where soils rich in lime predominate, it is rare. Optimal development is shown on the Frisian Islands. It is also known from coastal regions in Denmark, Germany, Belgium, and N France. In the interior the *Viola-Corynephorus*-ass. is replaced by "*Corynephoretum canescentis*".

6. *Taraxacum obliquum*-*Galium verum* var. *litorale*-ass.

*Festuca ovina* var. *frisia* often gains dominance in dry dune grassland. On calcareous soil it is associated with many different herbs and other grasses (e.g. *Galium verum*, *Lotus corniculatus*, *Ononis repens*, *Thymus pulegioides*, *Satureja acinos*, *Helictotrichon pubescens*, *Koeleria albescens*, *Calamagrostis epigejos*, and *Poa pratensis* var. *humilis*) and so a low and dense turf is developed. In the Wassenaar Dunes these grasslands are of special interest on account of numerous species of *Taraxacum* occurring in them (*T. obliquum* and representatives of sect. *Erythrosperma*). A detailed analysis of the *Taraxacum obliquum*-*Galium verum* var. *litorale*-ass. was given in a former publication (BOERBOOM 1957d).

This community covered the bottom of the valleys in a zone at approximately 300–800 ms. from the shore and, less abundantly, also occurred in valleys, and on dune slopes, further inland. From the shore-zone the community has dis-

appeared entirely after the artificial infiltration. A further decrease of the area occupied by the community is to be expected as the rise of the water table will affect the valleys situated further towards the interior. In other dune regions, exploited as catchment areas for water-works, where irrigation of the valleys has started or is being prepared, a similar development seems imminent.

Natural succession may lead to different types of scrub but is often influenced by rabbit grazing.

#### 7. *Anthyllis vulneraria* var. *maritima*-*Silene nutans*-ass.

On N declivities in the same dune girth an association closely related to the preceding is met with. The majority of the herbs and grasses occurring in the *Taraxacum obliquum*-*Galium verum*-ass. belong also to this community, though they are less abundant and, partly, less vigorous. Some other, more robust, herbs occur, such as *Carlina vulgaris*, *Daucus carota*, and *Picris hieracioides*. The most remarkable, faithful to the *Anthyllis*-*Silene*-ass., is *Gentiana cruciata*. In The Netherlands this species is restricted to the Wassenaar Dunes and a small contiguous dune area.

In the area surveyed the *Salix repens*-variant of the association prevails: a vegetation representing a later phase of development, in which some of the smaller species requiring more light are superseded. Finally (dwarf) shrub communities will take the place of the *Anthyllis*-*Silene*-ass.: *Salix repens* subsp. *arenaria*-society, *Ligustrum vulgare*-society, *Polypodium vulgare*-*Salix repens*-ass., or *Hippophaë rhamnoides*-*Ligustrum vulgare*-ass.. For further information about this community reference is made to the publication mentioned sub section 6.

In recent publications a general trend to rise the synsystematic status of taxa is manifest. Species formerly regarded as faithful to the alliance *Bromion erecti* now are considered as character plants of the order or class. In this connection it is not justified to assign the *Anthyllis*-*Silene*-ass., as usual, to *Bromion erecti*. Here it is placed in *Koelerion albescentis* on account of the presence of a number of faithful and differential species of the latter alliance.

It is finally made clear that within *Koelerion* two sub-alliances should be distinguished:

a. *Erodio-Koelerion albescentis*. Diff.: numerous annuals. Prevailing life-forms: *Therophyta*, *Bryochamaephyta*, *Chamaephyta lichenosa*. Example: *Erodium glutinosum*-*Phleum arenarium*-ass..

b. *Luzulo-Koelerion albescentis*. Diff.: many perennials. Prevailing life-form: *Hemicryptophyta*. Examples: *Taraxacum obliquum*-*Galium verum*-ass., *Anthyllis vulneraria*-*Silene nutans*-ass., *Festuca ovina*-*Galium verum*-ass..

#### 8. *Didymodon recurvirostris*-*Tortella flavovirens*-ass. (tab. 5)

Mechanical agents (burrowing, treading) on dune slopes may easily damage the vegetation and cause sharp, bare edges. On N aspects approximately perpendicular, small slopes, often shielded by a surrounding dense phanerogam vegetation (*Anthyllis vulneraria*-*Silene nutans*-ass., *Salix repens*-dwarf shrub), attain some stability by the presence of numerous plant roots and by a relatively high content of humus in the soil. On these slopes, marked by an equable microclimate and a calcareous soil, recolonisation is initiated by a number of musci and some lichens. The resulting cover by cryptogams shows a significant constancy in its composition and deviates widely from other dune communities. I describ-



ed it as a separate (micro-)association, named after the faithful mosses *Didymodon recurvirostris* and *Tortella flavovirens*. The great variety of cryptogams in this association is demonstrated in tab. 5. The occurrence of the principal cryptogams of the association in communities more or less related to it is shown in tab. 6.

Some phanerogams always enter into the association, due to their presence in the surrounding vegetation. When in the course of time the slope becomes less steep they may spread and restore the original community.

Geographically, the *Didymodon-Tortella*-ass. is nearly confined to a zone of about 300–800 ms. from the shore, the same belt, in which the *Anthyllis-Silene*-ass. is chiefly met with. Regionally the areas of the two associations also seem to be identical, both communities being known of the calcareous dunes between Bergen (Holland) and The Hague only.

#### 9. Community of *Agrostis canina* var. *arida* and *Polytrichum juniperinum* (tab. 7)

In some parts of "Meijndel", the major valley of the Wassenaar Dunes, agriculture has been practised during the final year of World War II. In that period no fertilizer was available. After a failure of the crop the arable land was abandoned and left fallow. On this soil, leached and poor in nutrients, the community of *Agrostis canina* var. *arida* and *Polytrichum juniperinum* became established. Early phases of development are marked by frequent occurrence of annuals (*Cerastium semidecandrum*, *Erophila verna*, *Aira praecox*). After some years perennials outnumber the annuals, however, and *Agrostis canina* var. *arida* comes to absolute dominance. The community is like a grass cover, open in character and so leaving sufficient space and light for the development of a dense carpet of cryptogams. Among these, *Polytrichum juniperinum* is by far the most abundant species; representatives of the genus *Cladonia* are numerous, and some of them highly characteristic.

In a later phase, when the soil is richer in organic matter, more phanerogams enter into the community and *Agrostis canina* yields its place to *Agrostis tenuis*, *Festuca ovina*, and *Calamagrostis epigejos*: the *Festuca ovina*-*Galium verum*-ass. (cf. 10) is then established. Outside the dune area studied in the present publication this community is found at several sites along the inner border of the young dune landscape.

Though some relations to *Corynephorretalia* are demonstrable the assignment of the community of *Agrostis canina* and *Polytrichum juniperinum* to *Festuco-Sedetalia* seems most reasonable. The rank of the community is left undecided.

#### 10. *Festuca ovina* var. *frisia*-*Galium verum* var. *litorale*-ass. (tab. 7)

As pointed out in section 9, the *Festuca ovina*-*Galium verum*-ass. succeeds the *Agrostis canina*-*Polytrichum juniperinum*-community in dry, decalcified dune valleys, where agriculture was formerly practised. This association is not common in the Wassenaar Dunes. As in the *Taraxacum obliquum*-*Galium verum*-ass., *Festuca ovina* often dominates. Differentiating species from that association are acidophilous *Agrostis tenuis*, *Rumex acetosella*, *Trifolium arvense*, and *Sieglingia decumbens*. On the other hand, many of the herbs which make the *Taraxacum*-*Galium*-ass. so colourful in early summer are entirely absent in the *Festuca*-*Galium*-ass.. Obviously the vegetation of the Wassenaar Dunes forms part of the *Agrostis tenuis*-subass. (cf. WESTHOFF 1947). The association is favourably influenced by grazing. If, by burrowing, the plant cover is disturbed, *Carex arena-*

*ria*, *Festuca rubra*, *Senecio jacobaea*, and *Rubus caesius* act as pioneers. Now and again (dwarf) shrubs – *Salix repens*, *Ligustrum vulgare*, *Hippophaë rhamnoides* – are seen to penetrate into the community, spreading by vegetative propagation.

The *Festuca ovina*-*Galium verum*-ass. is mainly met with in dunes primarily poor in lime: the Wadden District and the East Frisian Islands.

#### 11. *Ranunculus bulbosus*-*Trifolium striatum*-ass. (tab. 8)

When dune grassland is subject to strong anthropogenic influence littoral species (e.g. representatives of *Koelerion albescentis*) tend to be superseded. Next to *Agrostis tenuis*, *Festuca rubra* (non var. *arenaria*), and *Poa pratensis* (non var. *humilis*) may become dominant. A good example of this community is found on the "Harstenhoek", an extensive valley near Scheveningen, where agriculture was practised in the 19th century; nowadays fishing-nets are dried and repaired here by the fisherwomen of Scheveningen since many years. This community attracts attention because of the occurrence of some species, elsewhere absent: *Trifolium striatum*, *Ranunculus bulbosus*, and *Poa bulbosa*.

Similar vegetations occur on the decalcified dunes of the old dune landscape. Next to *Trifolium striatum* and *Ranunculus bulbosus* the latter are characterised by *Ornithopus perpusillus*, *Aira praecox*, *A. caryophyllea*, and *Scleranthus perennis*. The two types of vegetation may be considered to form part of one association, termed after *Ranunculus bulbosus* and *Trifolium striatum*. In the old dune landscape the typical subassociation is found, in the young dune landscape, the *Koeleria albescentis*-subass., differentiating from the former by the more or less irregular appearance of representatives of *Koelerion albescentis*.

Clearly, the *Ranunculus bulbosus*-*Trifolium striatum*-ass. belongs in the alliance *Thero-Airon*.

## II. HYDROPHILOUS COMMUNITIES

### Introduction

In the Wassenaar Dunes the soil surface was reached by the water table only at three places during the period immediately preceeding the artificial fresh water infiltration. These were hollows, all dug out by man and made with a view to the winning of drinkable water. A number of plants ("moisture relics") survived at one or more of these hollows, when their original habitat (the wet valleys or "slacks") became drier since the end of the 19th century. Most of them were confined to the so-called "wet artery" (sprang G), viz. *Juncus articulatus*, *J. subnodulosus*, *Hydrocotyle vulgaris*, *Scirpus maritimus*, *Eleocharis palustris*, *Carex serotina* subsp. *pulchella*, and *Orchis incarnata*.

#### 12. *Centaureum vulgare*-*Sagina nodosa* var. *moniliformis*-ass. (tab. 9)

The only place where this association was found was the above-mentioned wet artery, a narrow strip on both sides of a tiled path, covering no more than a few square meters. It acted as pioneer community on moist calcareous sand.

The water level rose appreciably in this artery since 1955 and the association on this site diaspeared some years ago. At present similar vegetations can be met with, however, on faintly sloping margins of the artifical dune lakes.

The area of the *Centaureum vulgare*-*Sagina nodosa*-ass. is the littoral of Holland and Belgium. The association is not sharply distinguishable from the *Gentiana uliginosa*-*Centaureum vulgare*-ass., known from the Frisian Islands.

13. *Phragmites communis*-, *Juncus articulatus*-, and *J. subnodulosus*-sociation (tab. 10)

At the bottom of the wet artery sociations of *Juncus subnodulosus*, *J. articulatus*, and *Phragmites communis* alternated, the latter occupying the lowermost stations generally. Both *Juncus*-sociations are related to *Scheuchzerio-Caricetea fuscae*, the *Phragmites*-sociation belongs to *Phragmition eurosibiricum*. Locally, the *Juncus subnodulosus*-sociation seemed to be developing into a grove of *Salix cinerea* and *Betula* sp.. Of course these vegetations also were inundated recently. In this way the last station of *Orchis incarnata* in the Wassenaar Dunes disappeared. Since many years an almost pure stand of *Phragmites* is bordering "De Plas", a pool near the Water-tower.

Analogous vegetations, often of a more pronounced composition, are met with in other dune regions. Where desiccation has been severe, however, these communities are of casual appearance at best, being dependent on a high amount of moisture in the soil.

### III. DUNE SCRUB

#### Introduction

So far from the Dutch dunes two scrub communities in the xerosere, referred to as associations, has been recognized: "*Hippophaëto-Salicetum arenariae*" and "*Hippophaëto-Ligustretum*". It is here pointed out, however, that both are too heterogeneous to be considered as associations. Abandoning this "*Hippophaëto-Salicetum*", I distinguish clearly among several vegetations dominated by *Hippophaë rhamnoides* (cf. 14. *Hippophaë rhamnoides*-consociation) and dwarf scrub of *Salix repens* (15. *Polypodium vulgare*-*Salix repens* subsp. *arenaria*-ass.). "*Hippophaëto-Ligustretum*" comprised in its original conception diverse types of dune scrub and dune birch-woods. At present, when classifying plant communities, much weight is attached to life-form and structure and the combining of scrub and wood into one association is, for that reason, undesirable. The woods will be treated separately (chapter IV). Moreover the delimitation of a *Hippophaë rhamnoides*-*Sambucus nigra*-ass. (17) as distinguished from a *Hippophaë rhamnoides*-*Ligustrum vulgare*-ass. s.s. (18) is justified.

14. *Hippophaë rhamnoides*-consociation (tab. 11)

*Hippophaë rhamnoides* is very common in the Wassenaar Dunes. It settles on calcareous soil, both by vegetative propagation and by seed, especially if the plant cover is not dense (cf. 2 and 4). At first many species of the preceding community maintain themselves in the, often not quite closed, scrub formed by the sea buckthorn. Only in a later stage of development most of them may be superseded. Considerable differences in composition occur in the initial stages mutually, and also between these and the terminal stage. In this connection three variants are distinguished: (a) *Sonchus arvensis*-variant. Develops in the coastal ridge from the *Elymus-Ammophila*-ass. and still subject to the accretion of fresh sand. On the leeward side it is succeeded by the *Hippophaë rhamnoides*-*Sambucus nigra*-ass. (17).

(b) *Phleum arenarium*-variant. Here the buckthorn scrub is preceded by the *Erodium-Phleum*-ass.. The variant is absent in the main ridge and rare in some parts of the innermost dunes, but elsewhere many slopes are covered by it, par-

ticularly at the S face. On N slopes and in the dune valleys it is readily replaced by other scrub communities (cf. 14c, 15, 16, 18).

(c) *Hippophaë-Calamagrostis epigejos*-sociation. In this scrub the buckthorn shows a more vigorous growth. This sociation is chiefly bound to valleys, where it may develop either from variant (b), or directly. For the rest succession proceeds as in variant (b).

*Hippophaë* is often seen to be losing vigour when growing old. If no fresh calcareous sand is brought to the surface, reproduction will be reduced. Locally, however, other shrubs fail to settle in the degenerating scrub, and a regression may begin. A vegetation of grasses, *Rubus caesius*, and nitrophilous herbs (*Urtica dioica*, *Cirsium arvense*, etc.) develops, marked by the occurrence of some twiners (*Solanum dulcamara*, *Lonicera periclymenum*), winding around dead branches of *Hippophaë*.

*Hippophaë rhamnoides* is common in many coastal regions of NW and W Europe. Presumably, in some parts of its present area it was introduced by man. On soil poor in lime the buckthorn dies off at an early age (Frisian Islands). On the other hand under favourable conditions (calcareous, not too poor soils) it may grow very vigorously and reach an appreciable age, so on Åland (PALMGREN 1912). In the Netherlands the most luxuriant growth is reported from the Isle of Voorne.

#### 15. *Polypodium vulgare*-*Salix repens* subsp. *arenaria*-ass. (tab. 12)

In the xerosere *Salix repens* is dependent on vegetative reproduction. Like the sea buckthorn, the creeping willow often forms a (dwarf) scrub in which other shrubs are entirely absent. Sociations of *Salix repens* may develop from different cryptogam or grassland communities (see 4, 5, 6, 7) or from *Hippophaë* scrub (see 14, variant (b)). The small and light-demanding species are apt to vanish soon after *Salix repens* settles. Some sturdy grasses and herbs, however, will persist for a certain period. Ultimately, however, they will be suppressed and replaced by more shade-enduring, or hygrophilous, species: *Polypodium vulgare*, *Fragaria vesca*, *Pyrola rotundifolia*, *Botrychium lunaria* (very rare), and several mosses. From that moment the *Polypodium vulgare*-*Salix repens*-ass. has become established.

At any stage other shrubs may arrive in the *Salix repens*-vegetations and initiate a development to *Hippophaë-Ligustrum*-ass. (18) or – in the innermost dunes – *Convallaria-Quercus robur*-ass. (19).

A moderate deposit of sand causes the disappearance of many species otherwise normally present. *Salix repens*, however, responds on a sand cover by renewed growth, whilst *Ammophila arenaria*, *Festuca rubra* var. *arenaria* and *Carex arenaria* thrive if blown over by sand.

Excepting a zone of circa 300 ms. width, bordering the shore, the *Polypodium-Salix repens*-ass. regularly appears in the Wassenaar Dunes. It is particularly frequent on N slopes and in valleys. Regionally the association is known from the Frisian Islands and the Dutch littoral; its occurrence along English coasts seems likely.

The *Polypodium-Salix repens*-ass. forms part of *Salicion arenariae*. The assignment of this alliance to *Prunetalia spinosae*, as advocated by TÜXEN (1952, 1955), is unsatisfactory.

16. *Ligustrum vulgare*-sociation (tab. 13)

*Ligustrum vulgare* settles both in grassland communities (6, 7, 10) and in dune scrub (14, 15). As soon as it is established, it spreads by vegetative propagation. On N slopes and in dune valleys the privet is very aggressive. By its dense growth it ousts other species. Finally only some climbers or twining plants may survive. The *Ligustrum*-sociation attains its greatest abundance in a belt contiguous to the main ridge, where many N slopes are covered by it. The community seems to be permanent there. Occasionally, however, a privet shrub dies from high age, and climbers and nitrophilous herbs take its place (tab. 14). In the valleys of the same belt the elder often succeeds the sociation (establishment of the *Hippophaë-Sambucus*-ass., 17). Elsewhere in the Wassenaar Dunes other shrubs enter the sociation, and the *Hippophaë-Ligustrum*-ass. (18) or *Convallaria-Quercus robur*-ass. (19) develops. These conspicuous *Ligustrum*-sociations seem to be characteristic of the Dutch Dune District. In other dune regions (Belgium, England) they are rarely seen.

17. *Hippophaë rhamnoides-Sambucus nigra*-ass. (tab. 15)

On the leeward face of the main ridge, *Sambucus nigra* penetrates into the *Hippophaë*-sociation (*Sonchus*-variant, 14a) or into the *Ligustrum*-sociation (16). A dense buckthorn-privet-elder-scrub arises, other shrubs being very rare or entirely absent in the zone near the shore. Only some climbers are frequently met with, e.g. *Bryonia dioica* and *Solanum dulcamara* show luxuriant growth. The open herb-layer is characterized by numerous annuals (facies of *Stellaria media* subsp. *pallida* in spring) and nitrophiles.

If an appreciable rate of sand accretion still continues, as in the long and narrow hollow running parallel to, and at a short distance from, the shore off the coast-marks 93-95, the herb-layer is developed poorly and therophytes are missing.

The *Hippophaë-Sambucus*-ass. deviates widely from the mixed dune scrub occurring further inland (cf. *Hippophaë-Ligustrum*-ass., 18), due to the remarkable environmental conditions (a young, very homogeneous soil, occasional accumulation of fresh sand, spray during storms, droppings of migratory birds). In later stages of development *Sambucus* forms facies. The heavy shading by the elder causes a shifting in the herb-layer.

The *Hippophaë-Sambucus*-ass. is known from the littoral of Denmark (rare), the Frisian Islands, the Dutch dunes, Belgium, N France, and probably England. The association always occurs in a zone near the shore, protected against sea-wind.

18. *Hippophaë rhamnoides-Ligustrum vulgare*-ass. (tab. 16)

Dune scrub reaches its richest development in the *Hippophaë-Ligustrum*-ass.. It is a dense, spiny bushwood, often of a man's height or more, composed of a great variety of woody species, most of them flowering profusely in spring and early summer, and bearing many gaily coloured fruits in autumn. The association evolves from different types of (dwarf) scrub (cf. 14, 15, 16). It may appear as an isolated scrub, beginning at 350 ms. from the shore, or bordering the dune groves in valleys further inland. Though usually many shrubs participate in the community, occasionally facies of one species occur (*Hippophaë*, *Ligustrum*, *Crataegus monogyna*). Here, however, *Hippophaë* and *Ligustrum* attain appreciably greater dimensions than in the vegetation types dealt with sub 14 resp.

16. Moreover the buckthorn- and the privet-facies of the *Hippophaë-Ligustrum*-ass. are different by the presence of some forest-herbs and other species.

Two subassociations are distinguished: *Asparagus officinalis*-subass. on dry soil, and *Eupatorium cannabinum*-subass. on relatively moist soil. The former community is sometimes seen to develop into the *Convallaria-Quercus robur*-ass. (19), particularly so in the innermost dunes. In the *Eupatorium*-subass. birch or aspen may arrive and succession will tend to the *Crataegus-Betula*-ass. (20).

The *Hippophaë-Ligustrum*-ass. appears at some distance from the shore in the Dune District. In adjacent dune regions several species characteristic of the association are more or less sporadically occurring in scrub (Waddendistrict, Belgium, N France). A related community is found along the Baltic coast.

#### IV. WOODLAND COMMUNITIES

##### Introduction

Woodland covers somewhat less than 10% of the Wassenaar Dunes. *Betula pubescens*, *B. verrucosa*, *Populus tremula*, *P. canescens*, *P. nigra*, *P. canadensis*, *Quercus robur*, *Pinus nigra*, and *P. sylvestris* are the main species. The birch-woods are most remarkable. They are a conspicuous feature of many valleys in the interior of the dunes.

The birch-woods are comparatively homogeneous as regards the tree-layer, but this is accompanied by an extremely variable herb-layer. In earlier publications on dune woods this fact was not always clearly recognised. A closer insight into the several wood communities was given by WESTHOFF & HOFFMANN (1950, 1951), and recently in a more general outline by VAN LEEUWEN & DOING KRAFT (1955, 1959). In the main the classification of the latter authors is followed here (see, however, 20). As to the origin of the dune groves reference is made to BOERBOOM 1958c, 1958d and BOERBOOM & COOPS (1959). On the whole it appears that the large majority of birch- and aspen-woods arose spontaneously, in an environment essentially different from the present. The other woods were planted by man except for the small oak groves of the innermost dunes, and perhaps some groves of *Populus nigra*.

##### 19. *Convallaria majalis-Quercus robur*-ass. (tab. 17)

This association, bound to a dry habitat, comprises several broad-leaved groves. The oak groves developing spontaneously from different types of dwarf scrub or scrub (cf. 15, 16, 17, 18), on slopes of the innermost dunes, are a characteristic aspect of the community, and so are the poplar-woods (*Populus nigra*, *P. canadensis*) partly, at any rate, started by man, which cover several dune crests more to the seaward. According to the amount of shelter the trees may reach medium height. The shrub-layer is poorly developed, but woody species are well represented in the lowest stratum.

*Epipactis helleborine* (rather common) and *Convallaria majalis* (rare, but locally abundant) are nearly restricted to this association. *Hieracium umbellatum* and *Sonchus arvensis* differentiate it from other wood communities. On ruderal sites *Scrophularia vernalis* may also occur.

The association is comparatively poor in species. Its composition indicates an intermediate place between *Querco-Piceetea* and *Querco-Fagetea*. The plantations of coniferous trees might be put into the same community. They are often

remarkable by the common appearance of *Epipactis helleborine*. In the Wasse-naar Dunes, as in other relatively recently deposited dunes, the *Polygonatum odoratum*-variant of the association is met with. A more typical variant is found on the completely decalcified dunes of the old dune landscape.

#### 20. *Crataegus monogyna*-*Betula pubescens*-ass. (tab. 18)

In the low valleys near the innermost dunes the vegetation reaches maturity in the *Crataegus monogyna*-*Betula pubescens*-ass.. The community has the appearance of a birch-wood, some 10 ms. high. Very rarely *Sorbus aucuparia*, *Quercus robur*, and *Rhamnus cathartica* occur. *Crataegus monogyna* is always present and forms a lower tree-layer (up to 7 ms.). The same height may be attained by *Lonicera periclymenum*, *Bryonia dioica*, and *Rosa canina*. As a rule these and other species form the shrub-layer. The herb-layer is luxuriant and rich in nitrophilous species.

I distinguish: (a) a typical subass., having a relative optimum of species characteristic of *Berberidion*; and (b) a *Mentha aquatica*-subass., differentiated by a number of plants which indicate a higher moisture content of the soil. Special attention is paid to a *Crataegus monogyna*-*Urtica dioica*-*Glechoma hederacea*-sociation (tab. 19), which floristically resembles certain hedges found inland (*Sambucus nigra*-*Prunus spinosa*-ass.). Sometimes these are groves, originally planted as hedges when agriculture was practised in those valleys (19th century).

The dune birch-woods dealt with here are regarded by VAN LEEUWEN & DOING KRAFT (1955) as a special variant of the *Fraxinus excelsior*-*Ulmus carpini*-folia-ass., a community on young, calcareous river deposits. Because of its deviating floristical composition, particularly as regards the dominating species, they are described in the present study as a separate association.

When in a later stage of development the canopy of the birch-woods grows less dense, *Gramineae* may become prominent in the herb-layer. Locally *Populus tremula* settles in these woods and replaces *Betula*. Elsewhere, regression to scrub or even sward was observed (cf. 24).

The *Crataegus monogyna*-*Betula pubescens*-ass. is only known from the Dune District, where it covers the more or less sheltered valleys at some distance from the shore. Generally the water table is beyond the range of the plant-roots.

#### 21. *Alnion glutinoso-incanae* (tab. 20)

Groves belonging to this sub-alliance are rare in the Wasse-naar Dunes. Tree- and shrub-layer do not differ essentially from those of the preceding community. In the herb-layer, however, the share of hygrophilous species has greatly increased, while the character plants of the class (*Querco-Fagetea*) and the differentiating species of the alliance (*Alno-Ulmion*) decreased in number and abundance, and so a close resemblance with the herb-layer of "*Macrophorbieto-Alnetum*" results. Though present in other dune regions earlier descriptive studies of these groves have not come to my knowledge.

#### 22. *Salicion albae* (tab. 20)

In a valley, excavated almost to the ground water table, adjacent to the likewise artificial "Plas", a mixed wood of *Salix alba*, *S. cinerea*, *Populus alba*, and *Betula pubescens* developed. This wood is assigned to *Salicion albae*, alliance of periodically submerged river woods. *Phragmites communis*, *Lycopus europaeus*,

*Solanum dulcamara*, and *Epilobium hirsutum* are differentiating it from the communities of *Alno-Ulmion* (20, 21). The occurrence of *Eupatorium cannabinum*, *Rubus caesius*, and *Calamagrostis epigejos*, otherwise not found in *Salicion albae*, may be ascribed to the absence of periodical inundations. Probably this willow-able-birch-wood was preceded by a dense *Hippophaë-Salix repens*-scrub of man's height with *Phragmites*, *Lycopus*, etc..

### 23. *Alnion glutinosae* (tab. 20)

The alliance of *Alnion glutinosae* is hardly demonstrable in the Wassenaar Dunes. Only very locally some dune groves show a certain relation to it, by the occurrence of e.g. *Calamagrostis canescens*, *Carex panicea*, *C. trinervis*, *Galium uliginosum*, *Lysimachia vulgaris*, *Molinia caerulea*, *Phragmites communis*, *Scutellaria galericulata*, or *Lycopus europaeus* (all more or less rare). A number of species of widely different ecological demands may be present, stressing the lack of stability in those sites.

In the Dutch littoral, *Alnion glutinosae* is chiefly found on the islands (e.g. Voorne). Before the severe desiccation of the dunes on the continent this alliance will have occurred there more generally.

### 24. Degenerative stages of birch-woods (tab. 21)

Birches are often seen to be losing vitality at a relatively early age. This may be caused by different factors (unfavourable local climate, the abandoning of coppices formerly in use, and desiccation). Generally the process of degeneration is accelerated by a fungus attacking the trees (*Piptoporus betulinus*).

The decreasing density of the canopy allows an increasing rate of illumination on the herb-layer. This, in combination with possible edaphic changes, gives rise to radical transformations in the soil-cover. Especially *Calamagrostis epigejos* may become prominent under these conditions. Its dense turf is a severe hindrance to regeneration. A number of species are particularly associated with those stages (cf. tab. 21).

Natural regeneration of the birch-woods is now tried by cutting mature, but still vital trees, thus stimulating the formation of young stumpshoots.

## V. RUDERAL COMMUNITIES

### Introduction

During the last twenty years human activity in the Wassenaar Dunes has greatly increased. Ruderal communities are no longer merely found as narrow strips along roads and paths, and around dwellings; diverse activities (construction and demolition of bunkers, creation of artificial dune lakes) introduced them, in part temporarily only, into the dune proper.

A considerable variety of ruderal associations is met with. Some are also found in the interior of the country, but often a littoral variant, differentiated by species of *Ammophilon borealis* and *Koelerion albescentis*, can be distinguished. Other communities are restricted to the Dune District or nearly so.

The classification of the ruderal communities is conform to TUXEN (1950).

### 25. *Plantago major-Lolium perenne*-ass.

This association, bound to a compact, intensively trodden soil, is rare in the



Wassenaar Dunes, being confined to one or two localities. Floristically it is identical to the *Plantago major-Lolium perenne*-ass. found in the interior.

26. *Sagina procumbens-Bryum argenteum*-ass. (tab. 22)

Between paving-stones or in cracks of the pavement the *Sagina procumbens-Bryum argenteum*-ass. is commonly seen. The local occurrence in this community of *Plantago coronopus*, *Diplotaxis tenuifolia*, *Festuca rubra* var. *arenaria*, and even *Hippophaë rhamnoides* (rootlings) is significant. This is the basis for a distinction of a littoral variant or subassociation.

27. *Bromus tectorum-Corispermum hyssopifolium*-ass. (tab. 23)

The *Bromus tectorum-Corispermum hyssopifolium*-ass. acts as pioneer community on soil recently turned over (e.g. by digging), which is calcareous, but poor in organic content. Microclimatologically it is subject to extreme temperatures. Annuals dominate.

As its floristical variation is considerable, different variants of this association can easily be distinguished (cf. tab. 23): (a) *Corispermum hyssopifolium*-facies. Mainly found in bridle-paths immediately next to the horsemen's track. *Corispermum hyssopifolium* is only recently introduced in these dunes, the facies is in existence since 1958. (b) *Bromus tectorum-Senecio vulgaris*-(*Sisymbrium altissimum*-) community. Richer in species and more common than variant (a). Fringing bridle-paths. (c) *Salsola kali-Sisymbrium altissimum-Erigeron canadensis*-community. Especially common in the dune proper, after removal of ground (often in plantations of marram grass). Common dune species occur frequently. (d) Transitions to the *Echium vulgare-Melilotus albus*-ass. (30). On sands slightly richer in organic contents. Both *Echium* and *Melilotus* are differentiating taxa. Very rarely *Datura stramonium*, *Anagallis arvensis*, and *Senecio viscosus* may occur in this vegetation.

After one or two years geophytes become prominent in the *Bromus-Corispermum*-ass. and the cover grows denser (tab. 23 no. 11). Occasionally a succession to *Eu-Arction* (32) is noted.

The association is recorded from The Netherlands (Dune and Fluvial District), Belgium, and the Upper Rhine Plain.

28. *Hordeum murinum-Bromus sterilis*-ass.

Only rarely fragments of this association are found. *Hordeum murinum*, *Sisymbrium officinale*, and *Capsella bursa-pastoris* are the local faithful species; *Senecio vulgaris*, *Atriplex patula*, *Bromus mollis*, *B. tectorum*, and *Polygonum aviculare* occur frequently. *Bromus sterilis*, regarded as characteristic by diverse authors, is missing in the community. In the Wassenaar Dunes this *Graminae* is restricted to the *Hippophaë rhamnoides-Sambucus nigra*-ass. (cf. 17).

Compared with the *Bromus tectorum-Corispermum hyssopifolium*-ass. the present community prefers a more compact, humic, not obligate calcareous soil. In a later stage species of *Eu-Arction* (32) will arrive.

The association has a W and Central European distribution. In the littoral along the North Sea the *Diplotaxis tenuifolia*-subass. occurs.

29. *Cakile maritima*-society (tab. 24)

*Cakile maritima* occasionally becomes dominant at ruderal influenced places in the main ridge. It may be associated with *Ammocalamagrostis baltica* and

*Sonchus arvensis*, both thriving in this habitat, and with such nitrophilous pioneer species as *Senecio vulgaris*, *Cirsium arvense*, *Atriplex patula*, etc.. Dependent on the rate of accretion of fresh sand, the *Cakile*-sociation is succeeded by the *Elymus-Ammophila*-ass. or by ruderal vegetation dominated by *Ammocalamagrostis baltica*, *Elymus arenarius*, *Cirsium arvense*, *Diplotaxis tenuifolia*, or the like. In the scheme of p. 10 this *Cakile*-sociation is grouped with *Cakileitalia maritima*e, or drift line communities of the N and W European coasts.

### 30. *Echium vulgare*-*Melilotus albus*-ass.

This community occupies mainly a Central European area. It contains a number of beautifully flowering, chiefly biennial species. It occurs only sporadically in the Wassenaar Dunes. It seems to need a bare, slightly humic, calcareous soil, preferably of coarse texture, and may develop after an artificial removal of the original plant cover. So the association temporarily reached a relatively extensive distribution after the placing of the conduit-pipes in the main artery in view of the artificial fresh water infiltration. Representatives of this association, however, may appear separately and often more or less irregularly in open, ruderal vegetations on sunny habitats (e.g. *Echium vulgare*, *Oenothera biennis*, *O. muricata*, *O. lamarckiana*, *Verbascum thapsus*, *V. phlomoides*, *Melilotus albus*, *M. officinalis*, *Anchusa officinalis*, *Reseda lutea*, and *Onopordum acanthium*). Under the same conditions may be found: *Cynoglossum officinale*, *Saponaria officinalis*, *Linaria vulgaris*, and *Pastinaca sativa*, which have a wider ecological range.

If untouched the *Echium vulgare*-*Melilotus albus*-ass. develops into a turf of *Poa pratensis*, *Agrostis tenuis*, *Agropyron repens*, *Calamagrostis epigejos*, *Carex arenaria*, *Convolvulus arvensis*, etc., intermingled with *Eu-Arction*-species (32), within a few years.

### 31. *Asparagus officinalis* var. *prostratus*-*Allium vineale*-community (tab. 25)

The *Asparagus-Allium*-community is characterised by plants of the dry swards (*Festuco-Brometea*), and by a number of ruderal species (chiefly *Artemisia vulgaris*). This community holds for that reason an intermediate position between the two classes. Floristically it is particularly remarkable, by containing some plants which are very rare or completely missing in the other local communities, viz. *Asparagus officinalis* var. *prostratus*, *Allium vineale*, *Silene conica*, *S. otites*, and *Orobancha purpurea*. Especially *Asparagus* thrives in this community. Both species of *Silene* prefer a not too dense turf, e.g. localities where the plant cover has been damaged by treading. *Orobancha purpurea* appears irregularly.

At present the community is restricted to the "Harstenhoek" (cf. 11), where it occupies the low embankments enclosing the valley and dividing it into lots. Some years ago it was also found in a similar valley ("Duttendel"), now disappeared due to urban extension.

The *Asparagus-Allium*-community is not known from anywhere else. It is related to a stage of *Agropyron repens* and *Picris hieracioides* stated by VON ROCHOW (1951) from SW Germany. The rank of the community is left undecided.

### 32. *Eu-Arction*

In several of the ruderal communities discussed so far species characteristic of *Eu-Arction* may arrive at a later stage (cf. 27, 28, 30). Well-developed examples

of this alliance are rare, however, the soil being generally too poor in organic matter. Locally vegetations occur consisting of *Cirsium arvense* (dominant), *Artemisia vulgaris*, *Arctium pubens*, *Urtica dioica*, *Agropyron repens*, *Diplotaxis tenuifolia*, etc., which should be regarded as a fragmentary *Tanacetum vulgaris*-*Artemisia vulgaris*-ass.. On shady stations *Urtica dioica*, *Arctium pubens*, and *Rumex obtusifolius* may become more prominent, whilst such ombrophytes as *Melandrium rubrum*, *Torilis japonica*, and *Glechoma hederacea* put in an appearance. The latter vegetations are identical to the *Arctium pubens*-*Rumex obtusifolius*-ass. described by BRAUN-BLANQUET & TÜXEN (1952) from Ireland.

On bunkers constructed in the coastal ridge during World War II the *Tanacetum*-*Artemisia*-ass. developed in the course of time into a vegetation of *Ammocalamagrostis baltica*, *Rubus caesius*, *Poa pratensis*, and (more locally) *Elymus arenarius*, *Diplotaxis tenuifolia*, *Cirsium arvense*, *C. vulgare*, *Convolvulus arvensis*, and *Lepidium draba*. *Eu-Arction*-communities often seem to be more or less permanent; ultimately they may be replaced by scrub (*Sambucus nigra*).

### EXPLANATION TO THE VEGETATION MAP

The vegetation map was prepared in 1954 and 1955 and appeared as an appendix to "Management and Recreation in the dunes of The Hague", report of the Advisory Committee Dune Management (1958). The principal reasons for mapping were (a) radical environmental changes to be expected because of artificial fresh water infiltration and (b) the want of a basis of management (BOERBOOM 1958c). In this connection the map had to pay special attention to: (a) the vegetation of the valleys, (b) the occurrence of hygrophilous species, (c) resistance against treading and, (d) the scientifically most interesting plant communities. The scale (1 : 5000) precluded a very close mapping. Several vegetation mosaics had to be outlined without detail. Some plant communities showing a much scattered area could not be inserted. It has been made clear above that the legend units of the vegetation map cannot always correspond with the plant communities of the present publication. In addition, a closer investigation necessitated for some plant communities a modification of their delimitations. The next scheme elucidates, if necessary, the relation between the legend numbers of the vegetation map and the plant communities mentioned in this publication.

- Legend no. 3. *Festuca ovina*-*Galium verum*-ass., usually resulting from degeneration of birch-woods.
- Legend no. 5. Identical to *Agrostis canina*-*Polytrichum juniperinum*-community.
- Legend no. 6. Identical to *Ranunculus bulbosus*-*Trifolium striatum*-ass..
- Legend no. 9. *Hippophaë rhamnoides*-consociation & *Polypodium vulgare*-*Salix repens*-ass..
- Legend no. 10. *Hippophaë rhamnoides*-*Ligustrum vulgare*-ass. *Asparagus*-subass. p.p. & *Convallaria majalis*-*Quercus robur*-ass. & *Crataegus monogyna*-*Betula pubescens*-ass. typical subass. p.p..
- Legend no. 11. *Hippophaë rhamnoides*-*Sambucus nigra*-ass. & *Hippophaë*-*Ligustrum*-ass. *Asparagus*-subass. p.p. & *Crataegus*-*Betula*-ass. typical subass. p.p..
- Legend no. 12. *Alnion glutinoso-incanae* p.p. & *Salicion albae* & *Alnion glutinoso* & *Hippophaë*-*Ligustrum*-ass. *Eupatorium*-subass. p.p..
- Legend no. 13. *Crataegus*-*Betula*-ass. *Mentha*-subass. & *Alnion glutinoso-incanae* p.p. & *Hippophaë*-*Ligustrum*-ass. *Eupatorium*-subass. p.p..

## ACKNOWLEDGEMENTS

This study was carried out under the supervision of Prof. Dr. H. J. Venema, Director of the Laboratory of Plant Taxonomy and Plant Geography, to whom I am greatly indebted for his continued interest and constructive criticism. Further I would like to express my sincere gratitude to the Director of the Dune Water-Works of The Hague and the Polder-board of Rijnland for their indispensable collaboration rendered spontaneously; to Dr. V. Westhoff for his essential advice; to Dr. S. J. van Ooststroom, Th. J. Reichgelt, Prof. Dr. Ir. J. L. van Soest, Dr. J. J. Barkman, and Dr. R. A. Maas Geesteranus for their determinations of plant material; to members of the staff and personnel of the above-mentioned Laboratory for their help in preparing and completing this publication.

The printing of the Vegetation Map was financed by the Municipality of The Hague, the Prof. Dr. G. L. Funke-fund and the Royal Society *Diligentia*.

## LITERATUUR

- ABBAYES, H. DES 1947. Bull. Soc. bot. Fr. 94, 427-437.
- ABROMEIT, J. 1900. In: J. GERHARDT. Handbuch des deutschen Dünenbaues. Berlin. 171-278.
- ADAMOVIČ, L. 1909. (A. ENGLER & O. DRUDE). Die Vegetation der Erde. 11. Leipzig.
- AICHINGER, E. 1949. Grundzüge der Forstlichen Vegetationskunde. Wien.
- ALLORGE, P. 1922. Les associations végétales du vevin français. Diss. Nemours.
- 1941. Bull. Soc. bot. Fr. 88, 291-356.
- ANDERSSON, O. 1950. Bot. Notiser 1950, 145-172.
- BARKMAN, J. J. 1950. Ned. kruidk. Arch. 57, 145-148.
- 1958a. On the ecology of cryptogamic epiphytes with special reference to the Netherlands. Diss. Assen. *Belmontia Ecol.* 2, 8.
- 1958b. Phytosociology and ecology of cryptogamic epiphytes. Assen.
- , J. H. A. BOERBOOM, W. G. BEEFTINK, H. DOING KRAFT, P. TIDEMAN, W. VAN ZEIST & I. S. ZONNEVELD 1956. Excursie der Internationale Plantensociologische Vereniging. Sleswijk-Holstein en Jutland. 1-7 juli 1956. Stenc. Wageningen.
- , H. DOING KRAFT, C. G. VAN LEEUWEN & V. WESTHOFF 1958. *CorrespBl. Flor. Veg.-Onderz. Nederl., Leiden* 8, 87-93.
- BEEFTINK, W. G. 1951. De vegetatie van de duinen en schorren van de Kaloot. Msc. Lab. Plantensyst. en -geogr. Wageningen.
- BÖCHER, T. W. 1941. *Biol. Skr.* 2, 1.
- 1945. *Ibid.* 4, 1.
- BOER, P. J. DEN 1956a. *De Levende Natuur* 59, 51-59.
- 1956b. *Ibid.* 59, 159-168.
- BOERBOOM, J. H. A. 1957a. *De Levende Natuur* 60, 17-22. *Belmontia Ecol.* 1, 5.
- 1957b. *De Levende Natuur* 60, 247-259. *Belmontia Ecol.* 2 (1958), 10.
- 1957c. *Acta bot. neerl.* 6, 593-598. *Belmontia Ecol.* 4 (1959), 17.
- 1957d. *Acta bot. neerl.* 6, 642-680. *Belmontia Ecol.* 4 (1959), 18.
- 1957e. Voordr. 40e Dag Biosoc. en Palaeobot. K.N.B.V. Utrecht, 21 dec. 1957. *Samenv. Jaarb. ned. bot. Ver.* 1958, 41-42.
- 1957 msc. Enige edafische milieu-eigenschappen van duinvegetaties. Lab. Plantensyst. en -geogr. Wageningen.
- 1958a. *De Levende Natuur* 61, 18-23. *Belmontia Ecol.* 4 (1959), 15.
- 1958b. *De Levende Natuur* 61, 25-31. *Belmontia Ecol.* 4 (1959), 16.
- 1958c. In: *Beplanting en recreatie in de Haagse duinen. Rapp. Adviescie Duinbeplanting. Meded. ITBON* 39, 17-46. *Belmontia Ecol.* 3, 12.
- 1958d. *Ibid.* Bijlage 2, 1-108.
- 1958 msc. Microclimatologische waarnemingen aan een aantal plantengemeenschappen der duinen. Lab. Plantensyst. en -geogr. Wageningen.
- 1959. Verslag van de excursie van de Botanical Society of the British Isles naar Noord-Frankrijk, 4-11 juli 1959. Stenc. Lab. Plantensyst. en -geogr. Wageningen.
- 1960. *De Levende Natuur* 63, 32-43. *Belmontia Ecol.* 6.
- & A. COOPS 1959. *Jaarb. Die Haghe* 1958, 1-12. *Belmontia Ecol.* 5 (1960), 22.
- & S. v. D. WERF 1960. De ontwikkeling sedert 1925 van de vegetatie in enige proefvakken in de Wassenaarse duinen. In voorbereiding.
- BRANDHORST, A. L. 1930. *De Levende Natuur* 34, 371-378, 397-401; 35, 21-44.
- BRAUN-BLANQUET, J. 1933. *Prodrome des Groupements Végétaux. Fasc. 1.* Montpellier.
- 1951. *Pflanzensoziologie.* Wien. (1. Aufl. 1928).
- & W. C. DE LEEUW 1936. *Ned. kruidk. Arch.* 46, 359-393.
- & M. MOOR 1938. *Prodromus der Pflanzengesellschaften. Fasc. 5.* Montpellier.
- & R. TÜXEN 1943. *S.I.G.M.A. comm. no. 84.*
- & ——— 1952. *Veröff. geobot. Inst. Rübel* 25, 224-421.
- BUCHENAU, F. 1889. *Die Pflanzenwelt der ostfriesischen Inseln.* Leipzig.
- BUHOUWER, J. T. P. 1926. *Geobotanische studie van de Berger duinen.* Diss. Deventer.
- CHERMEZON, H. 1920. *Bull. Soc. linn. Normandie* 7, 3, 159-211.
- CHRISTIANSEN, W. 1927. *Bot. Jb.* 61, 2, 3, 51-65.
- CLEMENTS, F. E. 1936. *J. Ecol.* 24, 252-284.
- COOPS, A. 1958. In: *Beplanting en recreatie in de Haagse duinen. Rapp. Adviescie Duinbeplanting. Meded. ITBON* 39, 47-93. *Belmontia Ecol.* 3, 12.
- & B. TEN ZELDAM-HARTELUST 1953. *Vegetatiekaart van de duinvallei „Bierlap“ (gemeente Wassenaar).* Bij: J. H. A. BOERBOOM & A. COOPS 1959. *Belmontia Ecol.* 5, 22.
- DARBISHIRE, O. V. 1924. (G. KARSTEN & H. SCHENK). *Vegetationsbilder* 16, 1/2. Jena.

- DEIGHTON, F. C. & A. R. CLAPHAM 1924. Trans. Norfolk Norw. Nat. Soc. 12, 86-111.
- DIEMONT, W. H., G. SISSINGH & V. WESTHOFF 1940. Ned. kruidk. Arch. 50, 215-271.
- DIEMONT, W. H., A. J. H. M. v. D. VEN & J. J. BARKMAN 1953. Publ. natuurh. Genoot. Limburg 6.
- DIEREN, J. W. VAN 1934. Organogene Dünenbildung. Diss. 's-Gravenhage.
- DOING KRAFT, H. 1956. Vakbl. Biol. 36, 222-234. Belmontia Ecol. 1 (1957), 4.
- 1957a. Jaarb. ned. dendrol. Ver. 20 (1954-1955), 169-201. Belmontia Ecol. 1, 6.
- 1957b. Voordr. 40e Dag Biosoc. en Palaeobot. K.N.B.V. Utrecht 21 dec. 1957. Samenv. Jaarb. ned. bot. Ver. 1958, 42-43.
- 1958. De Levende Natuur 61, 219-227. Belmontia Ecol. 4 (1959), 19.
- 1959. Voordr. 44e Dag Biosoc. en Palaeobot. K.N.B.V. Utrecht 19 dec. 1959.
- DUCHAUFOR, PH. 1948. Bull. Soc. bot. Fr. 95, 202-205.
- DU RIETZ, G. E. 1930. Svensk bot. Tidskr. 24, 489-503.
- 1932. Handb. biol. ArbMeth. 11, 5, 293-480.
- 1936. Svensk bot. Tidskr. 30, 580-589.
- DUVIGNEAUD, P. 1947. Bull. Soc. Bot. Belg. 79, 123-141.
- ERICHSEN, C. F. E. 1957. Flechtenflora von Nordwestdeutschland. Stuttgart.
- GAMS, H. 1918. Vjschr. naturf. Ges. Zürich 63, 293-493.
- 1927. Beitr. geobot. Landesaufn. 15.
- GRAEBNER, P. 1910. In: F. SOLGER e.a. Dünenbuch. Stuttgart.
- GURCK, A. J. 1948. De Ingenieur 1948, no. 10, 11.
- HANSEN, A. 1901. Die Vegetation der ostfriesischen Inseln. Darmstadt.
- HARTOG, C. DEN 1951. Ned. kruidk. Arch. 58, 141-175.
- & P. J. SCHROEVERS 1951. Phytosociologische waarnemingen in het kustgebied van de Boulonnais. Stenc. Amsterdam.
- HEGI, G. 1906-1931. Illustrierte Flora von Mittel-Europa. München. 2. Aufl. 1935-.
- HEUKELS, H. & S. J. VAN OOSTSTROOM 1956. Flora van Nederland. 14e Dr. Groningen.
- HOCQUETTE, M. 1927. Arch. Bot. Caen 1, 4, 1-179.
- HOLKEMA, F. 1870. De plantengroei der Nederlandsche Noordzee-Eilanden. Diss. Amsterdam.
- HUECK, K. 1932. Beitr. NatDenkmPflege 15, 2.
- HULTÉN, E. 1950. Atlas of the distribution of Vascular Plants in NW. Europe. Stockholm.
- IVERSEN, J. 1936. Biologische Pflanzentypen als Hilfsmittel in der Vegetationsforschung. Kopenhagen.
- JESWIET, J. 1913. Die Entwicklungsgeschichte der Flora der holländischen Dünen. Diss. Zürich.
- JONGH, S. E. DE & J. L. VAN SOEST 1941. Ned. kruidk. Arch. 51, 442-450.
- JOVET, P. 1954. Notices bot. itin. 8e Congr. int. Bot. Paris-Nice, 15-48.
- KLOOT, W. G. v. D. 1937. Natura 36, 1-9.
- KNAPP, R. 1942. Arb. ZentStelle VegKart. Beil. 12. Rundbr. Stenc.
- KOCH, W. 1925. Jb. naturw. Ges. St Gallen 61, 2.
- KRUSEMAN, G. 1941. In: Amsterdam natuurhistorisch gezien. Gedenkboek 40-j. bestaan N.N.V. afd. Amsterdam.
- KUENEN, D. J. 1954. De Levende Natuur 56, 148-154.
- KÜHNHOLTZ-LORDAT, G. 1923. Les dunes du golfe du Lion. Geneva.
- 1927a. Ann. Éc. Agric. Montpellier 19, 57-79.
- 1927b. Ibid. 19, 201-231.
- 1931. Ibid. 20, 282-301.
- LAMBINON, J. 1956. Bull. Soc. Bot. Belg. 88, 107-127.
- LEBRUN, J., A. NOIRFALISE, P. HEINEMANN & C. VANDEN BERGHE 1949. Les associations végétales de Belgique. Gembloux.
- LEEUW, W. C. DE 1931-'37. Vegetatieopnamen van de N.W.-europese kustduinen. Msc.
- 1934. Natura 33, 146-152.
- LEEUWEN, C. G. VAN & H. DOING KRAFT 1955. Nederlandse bosassociaties. Rapp. Staatsbosbeh. Utrecht. Stenc.
- & ——— 1959. Landschap en beplanting in Nederland. Wageningen.
- LEMÉE, G. 1937. Recherches écologiques sur la végétation du Perche. Paris.
- LIBBERT, W. 1940. Beih. Repert. nov. Spec. Regn. veg. 114.
- LOUIS, J. & J. LEBRUN 1942. Premier aperçu sur les groupements végétaux en Belgique. Gembloux.
- MASSART, J. 1908. Rec. Inst. bot. Léo Errera 7 (1907-'08).
- MELTZER, J. 1940. Voordr. 9e Dag Biosoc. en Palaeobot. K.N.B.V. Utrecht 10 nov. 1940. Samenv. Ned. kruidk. Arch. 51 (1941), 67-69.
- 1941. Ned. kruidk. Arch. 51, 385-396.

- MELTZER, J. & V. WESTHOFF 1942. Inleiding tot de plantensociologie. Bibl. N.N.V. no. 6. 's-Graveland.
- MEYER DREES, E. 1936. De bosvegetatie van de Achterhoek en enkele aangrenzende gebieden. Diss. Wageningen.
- 1951. Rapp. BosbProefst. Bogor 51. Stenc.
- MÖRZER BRUIJNS, M. F., A. LAWALRÉE, H. SCHIMMEL & F. DEMORET 1953. Bull. Jard. bot. Brux. 23, 81–124.
- MÖRZER BRUIJNS, M. F. & V. WESTHOFF 1951. The Netherlands as an environment for insect life. 9th Int. Congr. Entom. Amsterdam.
- NORDHAGEN, R. 1940. Bergens Mus. Arb. 1939-'40. Naturw. rekke no. 2.
- OBERDORFER, E. 1949. Pflanzensoziologische Exkursionsflora für Südwestdeutschland und die angrenzenden Gebiete. Stuttgart.
- 1953. Beitr. naturk. Forsch. SüdwDtschl. 12, 23–70.
- 1957. Süddeutsche Pflanzengesellschaften. Jena.
- OLIVER, F. W. 1911. In: A. G. TANSLEY. Types of British vegetation.
- & E. J. SALISBURY 1913. Trans. Norfolk Norw. Nat. Soc. 9, 485.
- & ——— 1926. Ibid. 12, 279–291.
- ONNO, M. 1933. Ber. dtsch. bot. Ges. 50, 1, 6, 232–266.
- PALMGREN, A. 1912. Hippophaës rhamnoides auf Åland. Helsingfors.
- PEARSALL, W. H. 1934. Naturalist, Lond., 201–205.
- POORE, M. E. D. 1955. J. Ecol. 43, 226–269, 606–651.
- PREUSS, N. 1912. Schr. naturf. Ges. Danzig N.F. 13, 2.
- RALLET, L. 1954. Notices bot. itin. 8e Congr. int. Bot. Paris-Nice, 1–14.
- RAUNKJÆR, C. 1914. Sur la végétation des alluvions méditerranéennes françaises. Mindeskr. Japetus Steenstrup. København.
- REGEL, C. 1928. Bot. Jb. 61, 263–284.
- REINKE, J. 1909. Die ostfriesischen Inseln. Studien über Küstenbildung und Küstenzerstörung.
- 1911. Wissenschaftfl. Meeresuntersuch. N. F. 12, 317–330.
- RICHARDS, P. W. 1929. J. Ecol. 17, 127–140.
- ROBYNS, A. 1954. Bull. Jard. bot. Brux. 24, 4, 349–398.
- ROCHOW, M. VON 1951. Die Pflanzengesellschaften des Kaiserstuhls. Jena.
- SALISBURY, E. 1952. Downs and dunes. Their plant life and its environment. London.
- SCHIERBEEK, A. 1925. De Levende Natuur 30, 65–78.
- SCHROEVERS, P. J. 1951. Ned. kruidk. Arch. 58, 176–192.
- SISSINGH, G. 1950. Versl. landbouwk. Onderz. 56, 15.
- 1952. Meded. LandbHogeschool. 52, 167–206.
- 1958. Onkruidassociaties. Voordr. Heterosis. Wageningen 27 jan. 1958. Syll.
- SOEST, J. L. VAN 1929. De Levende Natuur 33, 311–318.
- 1937. De plantenassociaties der Wassenaarse duinen. Msc.
- 1952. Mitt. flor.-soz. ArbGemeinsch. N.F. 3, 88.
- 1957. Acta bot. neerl. 6, 74–92.
- STEFFEN, H. 1931. Vegetationskunde von Ostpreussen. Jena.
- TANSLEY, A. G. 1911. Types of British vegetation. Cambridge.
- 1949. The British Islands and their vegetation. Cambridge.
- TURMEL, J. – M. 1949. Mém. Mus. Hist. nat., Paris 28, 1–72.
- TÜXEN, R. 1928. Jb. geogr. Ges. Hannover.
- 1937. Mitt. flor.-soz. ArbGemeinsch. 3, 1–170.
- 1950. Ibid. N.F. 2, 94–175.
- 1952. Mitt. geogr. Ges. Hamb. 50, 85–117.
- 1955a. Mitt. flor.-soz. ArbGemeinsch. N.F. 5, 155–176.
- 1955b. Botanischer Garten Bremen. Wegweiser durch die pflanzensoziologisch-systematische Abteilung. Bremen.
- 1956. Vegetationskarte der ostfriesischen Inseln: Baltrum. Stolzenau.
- & W. BÖCKELMANN 1957. Mitt. flor.-soz. ArbGemeinsch. N.F. 6/7, 183–204.
- & E. PREISING 1951. Angew. Pflanzensoz. 4.
- VANDENBERGHE, C. 1958. Vegetatio 8, 193–208.
- VLIET, W. F. VAN, E. VERBRUGGE & P. J. DEN BOER 1955. De Levende Natuur 58, 125–127.
- VRIES, V. DE 1949. De Levende Natuur 52, 207–216.
- VUYCK, L. 1898. De plantengroei der duinen. Diss. Leiden.
- WARMING, E. 1891. Vidensk. Medd. dansk naturh. Foren. Kbh., 153–202.
- 1909. Dansk plantevaekst. 2. Klitterne.
- & P. GRAEBNER 1918. Lehrbuch der ökologischen Pflanzengeographie. 3. Aufl. Berlin.

- WATSON, W. 1918. *J. Ecol.* 6, 2, 126-143.
- WEEVERS, TH. 1940. *Ned. kruidk. Arch.* 50, 285-354.
- WESTHOFF, V. 1947. The vegetation of dunes and salt marshes of the Dutch islands of Terschelling, Vlieland and Texel. Diss. 's-Gravenhage.
- 1947 msc. De vegetatie der duin- en wadgebieden van Terschelling, Vlieland en Texel.
- 1949a. *Fytocoenologie. E.N.S.I.E.* 6, 143-149. Amsterdam.
- 1949b. Landschap, flora en vegetatie van de Botshol nabij Abcoude. Baambrugge.
- 1950. *Synthese* 8, 194-206.
- 1951a. In: V. WESTHOFF & G. A. BROUWER. Rapport inzake de natuurwetenschappelijke betekenis van het Staatsnatuurmonument De Boschplaat op Terschelling. Contact-Cie Natuur- en Landschapsbescherming. Amsterdam.
- 1951b. In: Het Natuurmonument De Beer. Uitg. Stichting Natuurmonument De Beer. Utrecht. 31-42.
- 1951c. *Natuur en Landsch.* 5, 1.
- 1951d. *Fungus* 21, 33-37.
- 1952. *Jaarb. ned. dendrol. Ver.* 18 (1950-'51), 9-49.
- 1953. *Natuur en Tech.* 21, no. 5.
- 1954. *Ibid.* 22, no. 5, 6.
- 1958. In: Beplanting en recreatie in de Haagse duinen. Rapp. Adviescie Duinbeplanting. Meded. ITBON 39, 94-101. *Belmontia Ecol.* 3, 12.
- & W. G. BEEFTINK 1950. *De Levende Natuur* 50, 124-134, 225-234.
- , J. W. DIJK, H. PASSCHIER & G. SISSINGH 1946. Overzicht der plantengemeenschappen in Nederland. Amsterdam. (1e Dr. 1942).
- & M. E. HOFFMANN 1950. Vegetatiekaart van de Verbrande Pan (Bergen N.-H.). Msc. Lab. Plantensyst. en -geogr. Wageningen.
- & ——— 1951. *De Levende Natuur* 54, 45-51, 74-79, 92-98.
- & J. N. WESTHOFF-DE JONCHEERE 1942. *Tijdschr. PLZiekt.* 48, 138-212.
- WIJK, R. VAN DER & W. D. MARGADANT 1947. *Buxbaumia*, 50-56.
- ZONNEVELD, I. S. 1960. *De Brabantse Biesbosch*. Diss. Wageningen.



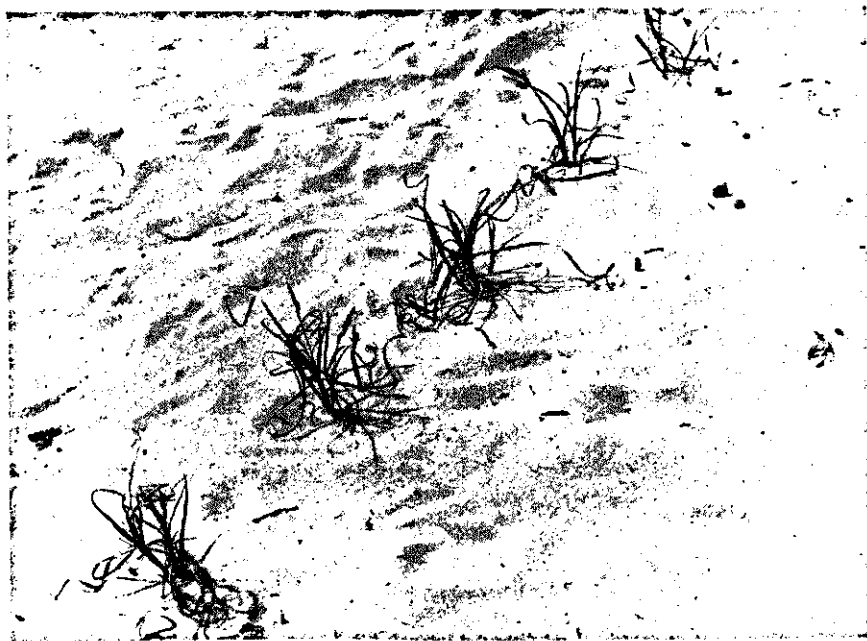


FOTO 1. Op onbegroeid maar vrijwel tot rust gekomen zand is *Carex arenaria* één van de voornaamste pioniers. De stolonen brengen op regelmatige afstanden jonge spruiten voort.

PHOTO 1. On bare soil (little shifting of sand) *Carex arenaria* is one of the principal pioneer-plants. The stolons carry tufts at regular intervals.



FOTO 2. *Eryngium maritimum*-variant van de *Erodium glutinosum-Phleum arenarium*-ass.. Behalve *Eryngium* ziet men onder meer *Sedum acre*, *Tortula ruralis*, *Festuca rubra*, *Koeleria albescens* en *Carex arenaria*.

PHOTO 2. *Eryngium maritimum*-variant of the *Erodium glutinosum-Phleum arenarium*-ass.. In addition to *Eryngium* the following species appear in the picture: *Sedum acre*, *Tortula ruralis*, *Festuca rubra*, *Koeleria albescens*, and *Carex arenaria*.



Foto 3. De *Plantago coronopus*-variant van de *Erodium-Phleum*-ass. neemt een smalle zone in tussen voetpad en afrastering. Voorjaarsaspect van *Cochlearia danica*.

PHOTO 3. The *Plantago coronopus*-variant of the *Erodium-Phleum*-ass. occupies a narrow belt between foot-path and fence. Spring-aspect of *Cochlearia danica*.



Foto 4. Van *Usnea articulata* subsp. *intestiniformis* bevindt zich de enige thans bekende groeiplaats binnen Nederland in de Wassenaarse duinen. Dit licheen treedt hier plaatselijk abundant op in de *Evernia prunastri*-variant van de *Erodium-Phleum*-ass.. Op de foto herkent men behalve *Usnea articulata*: *Festuca rubra*, *Sedum acre*, *Cerastium semidecandrum*, *Saxifraga tridactylites*, *Cornicularia tenuissima* en *Cladonia alpicornis*.

PHOTO 4. The Wassenaar Dunes are at present the only growing locality in The Netherlands of *Usnea articulata* subsp. *intestiniformis*. This lichen enters here into the *Evernia prunastri*-variant of the *Erodium-Phleum*-ass.. On the photo this variant; *Festuca rubra*, *Sedum acre*, *Cerastium semidecandrum*, *Saxifraga tridactylites*, *Cornicularia tenuissima*, *Cladonia alpicornis*, and *Usnea articulata* are the principal species shown.

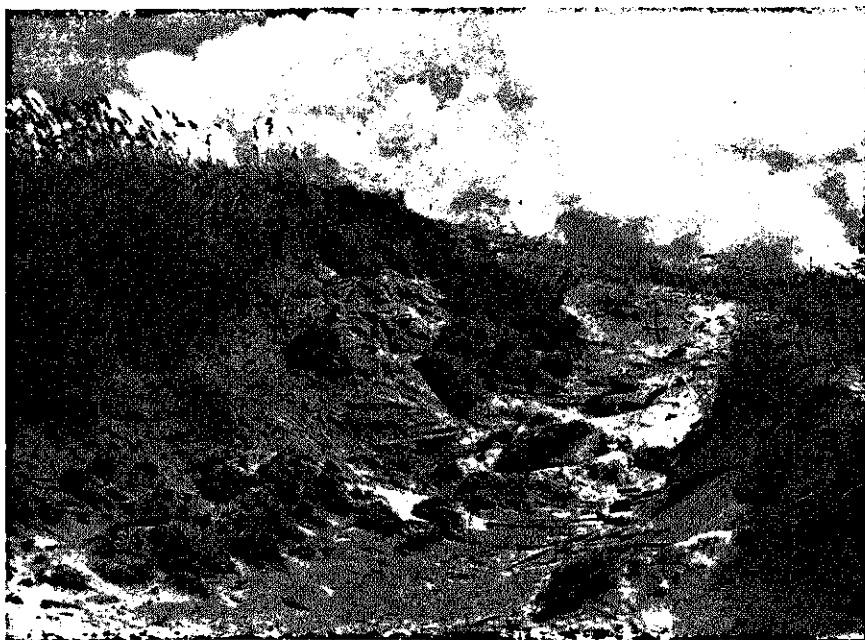


FOTO 5. De wind heeft vat op de bodem gekregen en het zand opnieuw tot verstuiving gebracht. Aan de lijzijde van de windkuil vormt zich een jong duin.

PHOTO 5. The wind got a hold on the soil and caused a renewed shifting of the sand. A young dune accumulates on the lee-side of the blow-out.

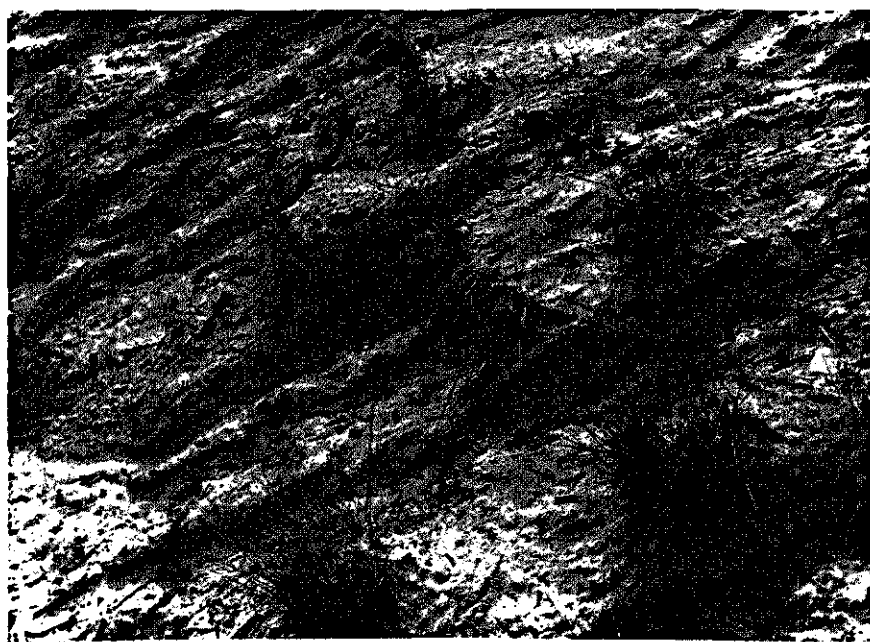


FOTO 6. Wolkbreuken kunnen op steile hellingen met een schaars plantendek (*Erodium-Phleum-ass.*) tot erosie aanleiding geven. *Koeleria albescens* biedt weerstand aan de afspoeling.

PHOTO 6. Cloud-bursts may cause water-erosion on steep, poorly covered slopes. Here the *Erodium-Phleum-ass.*; *Koeleria albescens* resists a washing away of the soil.



FOTO 7. *Festuca ovina*-*Galium verum*-ass. in een duinvallei nabij de Ruigenhoek; rijke bloei van *Senecio jacobaea* var. *jacobaea*. Langs de rand van de vallei duindoornstruweel, eveneens met bloeiend kruiskruid.

PHOTO 7. *Festuca ovina*-*Galium verum*-ass. in a dune-valley near Ruigenhoek with *Senecio jacobaea* var. *jacobaea* in bloom. Along the border of the valley buckthorn-scrub, also with flowering ragwort.

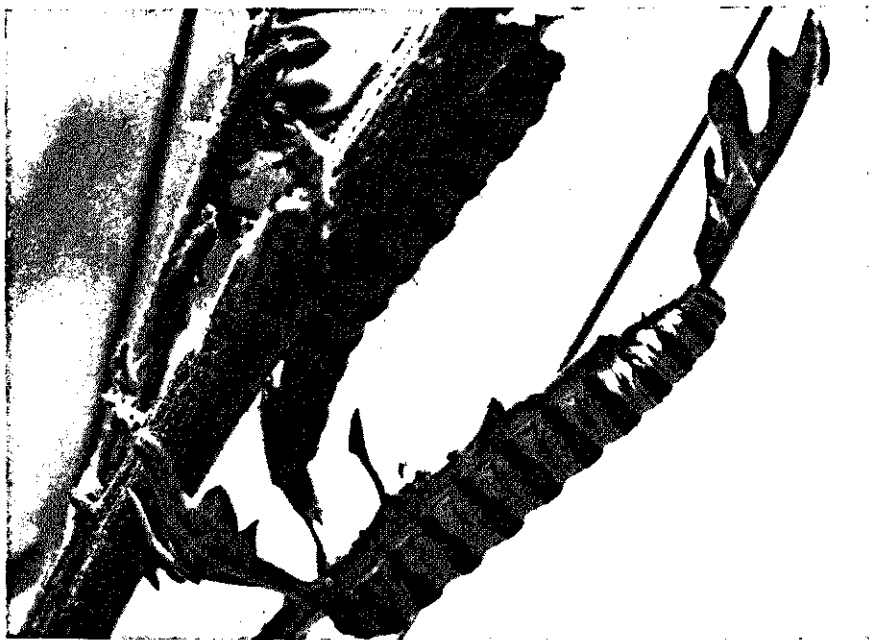


FOTO 8. Rupsen van de St.-Jacobsvlinder (*Callimorpha jacobaea* L.) op vrijwel afgevreten Jacobs kruiskruid (*Senecio jacobaea*). De foto werd genomen op een zeer hete dag, toen de rupsen zonder uitzondering de schaduwzijde van de stengels hadden opgezocht.

PHOTO 8. Cinnabar caterpillars feeding on ragwort (*Senecio jacobaea*). The photo was taken on a very hot day, when all caterpillars kept to the shaded side of the stems.



FOTO 9. De *Hippophaë rhamnoides*-*Sambucus nigra*-ass. vormt een smalle gordel in de wind-schaduw van de zeereep. Op de voorgrond de *Elymus arenarius*-*Ammophila arenaria*-ass., hier met *Elymus* als dominant.

PHOTO 9. The *Hippophaë rhamnoides*-*Sambucus nigra*-ass. forms a narrow belt on the lee-side of the coastal ridge. On the foreground the *Elymus arenarius*-*Ammophila arenaria*-ass., here dominated by *Elymus*.

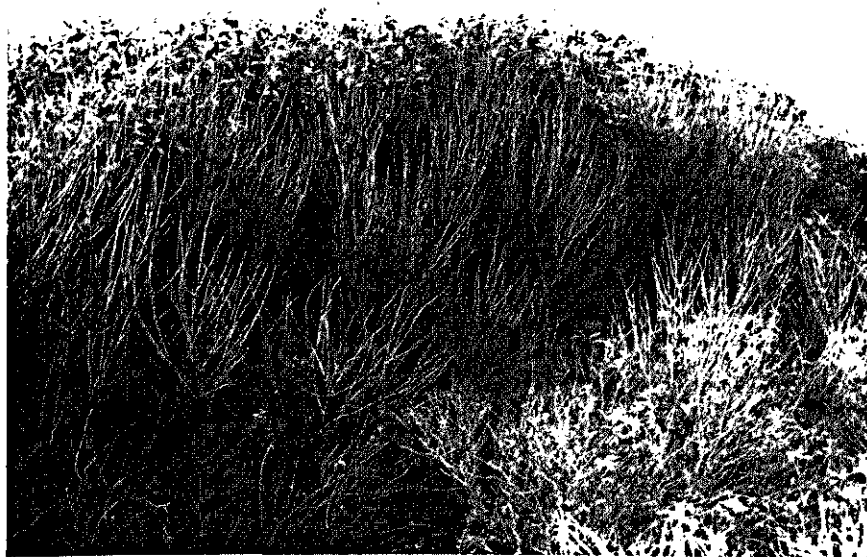


FOTO 10. Dezelfde begroeiing gezien van de landzijde af. Bezemachtig richten zich de takken van de vlier omhoog, langs de kam van de zeereep door de wind afgeschoren („anemomorphosis”).

PHOTO 10. The same vegetation seen from the land-side. Broom-like the branches of the elder stand up, shorn by the wind along the crest of the dune-ridge („anemomorphosis”).



FOTO 11. Bovenop de zeereep, tussen afstervende duindoorns, komt *Valeriana officinalis* tot rijke bloei.

PHOTO 11. *Valeriana officinalis*, blooming richly in a degenerating buckthorn-scrub on the coastal ridge.



FOTO 12. Bij verschillende exposities treden markante verschillen in begroeiing op. Van dit duin, 300 m uit de duinvoet gelegen, draagt de noordhelling een *Ligustrum vulgare*-sociatie, de zuidhelling een zeer open *Erodium glutinosum*-*Phleum arenarium*-associaat; de helmbundels werden geplant.

PHOTO 12. Exposure causes marked differences in vegetation. This dune, situated at 300 ms. from the shore, is covered on the north slope by a dense *Ligustrum vulgare*-sociation, on the south slope by an open *Erodium glutinosum*-*Phleum arenarium*-associate. On the latter the tufts of marram grass were planted.



Foto 13. In duinvormen en begroeiing tekent zich de werking van de wind af. De stijgende lijn van het duinoppervlak vindt zijn voortzetting in de toppen der populieren (*Populus nigra*). Op de voorgrond dwergstruweel van kruipwilg.

PHOTO 13. *The effect of wind is manifest in dune-forms and vegetation. The rising line of the dune-surface is continued by the tops of the poplars (*Populus nigra*). On the foreground dwarf-scrub of creeping willow.*



Foto 14. Sterk vergane boomstronken wijzen erop, dat in deze vallei oorspronkelijk een berkenbos voorkwam. Toen de berken afstierven verloren de meidoorns, die deel uitmaakten van het bos, de beschutting die zij van de omringende bomen genoten. Het bovenste deel van de meidoorns stierf af, het onderste vormde nieuwe takken, zodat de heesters opnieuw naar vorm en hoogte op de omringende begroeiing afgestemd geraakten.

PHOTO 14. *Decayed trunks prove that initially a birch-wood existed in this valley. After the birches had died, the hawthorns that occurred in the wood lost the shelter of the birches. The upper part of the hawthorns – now being exposed to the wind – died, but lower down they produced new branches. So in shape and height the hawthorns got in harmony with their changed environment.*



Foto 15. *Rhamnus cathartica* (diameter op borsthoogte 40 cm!) en *Betula pubescens* in de *Crataegus monogyna*-*Betula pubescens*-ass. (Kijfhoek. Winteraspect).

PHOTO 15. *Rhamnus cathartica* (diameter at breast height 40 cms.!) and *Betula pubescens* in the *Crataegus monogyna*-*Betula pubescens*-ass. (Kijfhoek. Winter-aspect).



## STELLINGEN

### I

Het moet onwaarschijnlijk worden geacht dat gedurende enige periode in het verleden het bosareaal van het jonge duinlandschap belangrijk groter is geweest dan tegenwoordig.

### II

De berkenbossen der Nederlandse duinen zijn voor het overgrote deel spontaan tot ontwikkeling gekomen.

### III

Het optreden in de duinen van *Salix repens* subsp. *arenaria* Anderss. ver buiten het bereik van het grondwater moet verklaard worden door vegetatieve verbreiding van vochtige valleien uit.

### IV

Door vegetatieonderzoekers uit de Frans-Zwitserse School wordt te weinig aandacht geschonken aan het synusium als basis voor een classificatie.

### V

De mening van ZONNEVELD dat het trekken van grenzen tussen abstracte vegetatie-eenheden volkomen willekeurig is, is onjuist.

I. S. ZONNEVELD, Boor en Spade 10 (1959): 38-58.

### VI

Het verdient aanbeveling bij de benoeming van plantengemeenschappen naar taxa het achtervoegsel *-etum* te reserveren voor vegetaties waarin de betrokken taxa domineren.

### VII

Het is ontoelaatbaar dat in hedendaagse wetenschappelijke publikaties (b.v. flora's) met een zelfde Nederlandse plantenaam zowel een geslacht als een bepaalde tot dat geslacht behorende soort wordt aangeduid.

### VIII

Aan een tijdelijke ontsluiting van duinterrein ten behoeve van de recreatie kunnen in natuurwetenschappelijk opzicht gunstige aspecten verbonden zijn.

## IX

De beplanting der duinen met houtige gewassen dient beperkt te blijven tot het met betrekking tot de eisen van recreatie en beheer hoogst noodzakelijke.

## X

Wanneer men zich bij de aanleg van singelbeplantingen langs wegen richt naar de samenstelling van natuurlijke bosranden is het voor het verkrijgen van de gewenste verscheidenheid noodzakelijk gebruik te maken van sortimenten met één of enkele uitgesproken dominanten. Het accent bij de keuze van de overheersende soorten verlegge men van plaats tot plaats.

## XI

Bij de aanleg en het beheer van nieuwe bossen in de nog in cultuur te brengen IJsselmeerpolders dient de recreatieve functie van het bos te prevaleren boven de produktieve.

## XII

Studies over de mogelijkheid tot extensivering van de werkzaamheden in het bosbedrijf verdienen aanbeveling.



Vegetatiekaart van het wingebied van de Duinwaterleiding van 's-Gravenhage, in 2 bladen (1955)

*Vegetation Map of the Catchment Area of the Dune Water-Works of The Hague, Holland, in 2 sheets (1955)*

○ Strandpaal 93





*ks of The Hague, Holland, in 2 sheets (1955)*

○ Strandpaal 93











voor legenda blad 1  
the legend see sheet 1



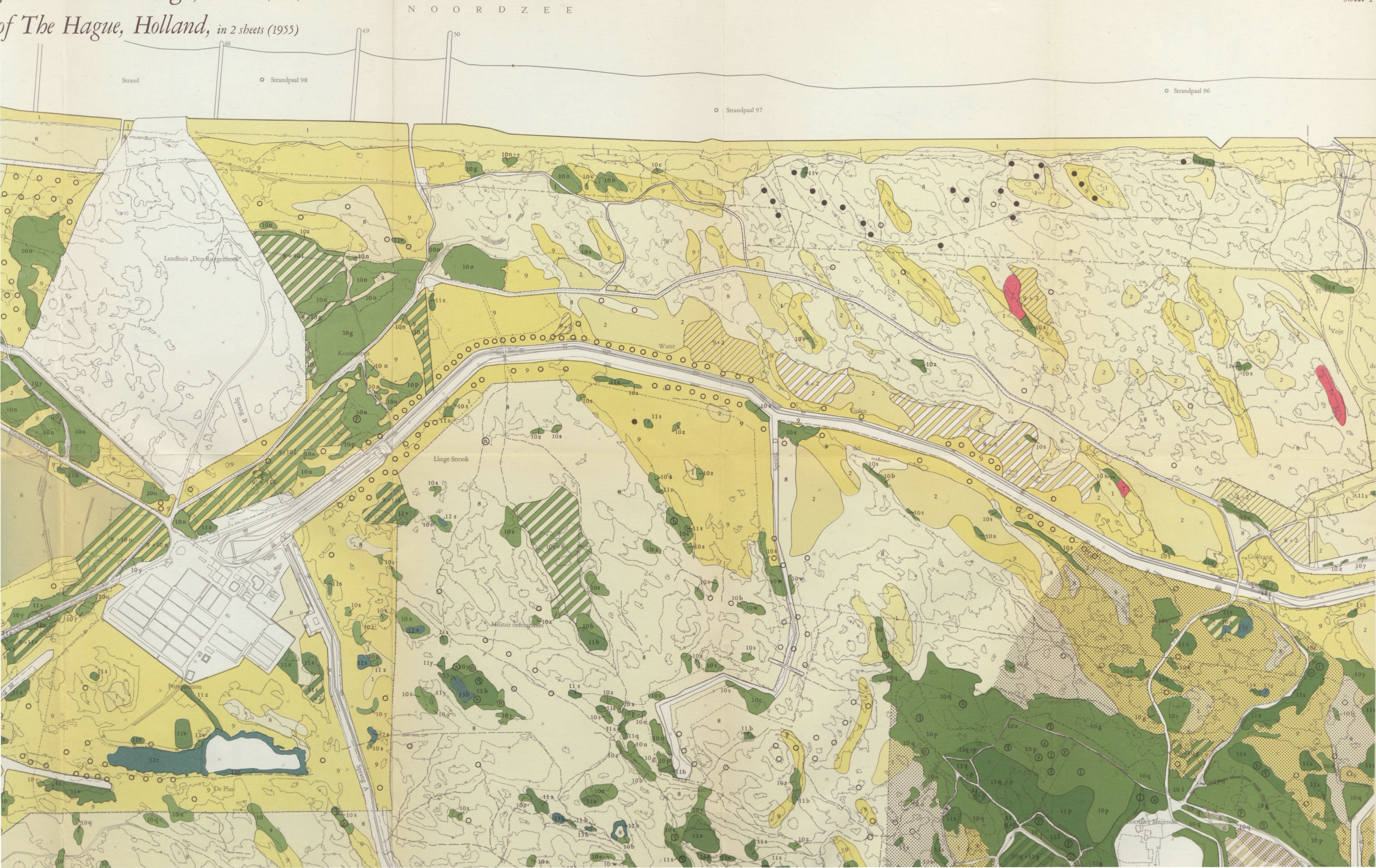
Vegetatiekaart van het wingebied van de Duinwaterleiding van 's-Gravenhage, in 2 bladen (1955)

Vegetation Map of the Catchment Area of the Dune Water-Works of The Hague, Holland, in 2 sheets (1955)

- Legenda  
Legend
- 1 Elymeto-Ammophiletum Br.-Bl. et de L. 1936 en overgangen naar Tortuleto-Phleetum arenarii (Hocquette 1927) Br.-Bl. et de L. 1936; eventueel onbegroeid terrein.  
Community of *Elymus arenarius* and *Ammophila arenaria* and transitions to community of *Tortula ruralis* var. *ruraliformis* and *Phleum arenarium*; also area without vegetation.
- 2 Taraxaco-Galietum maritimi Boerboom 1957.  
Community of *Taraxacum obliquum* and *Galium verum* var. *litorale*.
- 3 Dichte grasmat van *Calamagrostis epigejos* met (veelal co-dominant) *Carex arenaria*, *Poa pratensis*, *Luzula campestris*, *Galium verum* en *Rubus caesius*. Gewoonlijk enige bosrelicten: *Viola hirta*, *V. riviniana*, *Fragaria vesca*, *Moehringia trinervia* en (weinig vitaal) *Lonicera periclymenum* en *Ligustrum vulgare*. Ook overgangen naar Taraxaco-Galietum maritimi.  
Dense turf of *Calamagrostis epigejos* with (often co-dominant) *Carex arenaria*, *Poa pratensis*, *Luzula campestris*, *Galium verum*, and *Rubus caesius*. Usually some remnants of a previous dune-grove community: *Viola hirta*, *V. riviniana*, *Fragaria vesca*, *Moehringia trinervia*, and (poorly developed) *Lonicera periclymenum* and *Ligustrum vulgare*. Also transitions to community of *Taraxacum obliquum* and *Galium verum* var. *litorale*.
- 4 Violeto-Corynephorum dunense Westhoff 1943.  
Community of *Viola canina* var. *dunensis* and *Corynephorus canescens*.
- 5 IJle vegetatie van *Agrostis canina* var. *arida*, arm aan Phanerogamae: *Festuca ovina*, *Calamagrostis epigejos*, *Rumex acetosella*, *Teesdalia nudicaulis*, *Viola canina* en (zeldzaam) *Sieglingia decumbens*. Gesloten moslaag van *Polytrichum juniperinum* en weinig *Ceratodon purpureum* en *Hypnum cupressiforme*. Talrijke *Cladonia*-soorten.  
Sparse vegetation of *Agrostis canina* var. *arida*; few spp. of Phanerogamae: *Festuca ovina*, *Calamagrostis epigejos*, *Rumex acetosella*, *Teesdalia nudicaulis*, *Viola canina*, and *Sieglingia decumbens* (rare). Closed moss layer of *Polytrichum juniperinum* and some *Ceratodon purpureum* and *Hypnum cupressiforme*. Numerous spp. of *Cladonia*.
- 6 Grasmat van *Agrostis tenuis*, *Festuca rubra* en/of *Poa pratensis*; constante soorten: *Convolvulus arvensis*, *Bromus mollis*, *Phleum pratense* var. *nodosum*, *Cerastium arvense*, *Plantago lanceolata* var. *sphaerostachya*, *Rumex acetosella* en *Trifolium arvense*; min of meer karakteristiek: *Asparagus officinalis* var. *prostratus*, *Ranunculus bulbosus*, *Silene otites* en (zeldzaam) *Trifolium striatum*. Open moslaag van hoofdzakelijk *Hypnum cupressiforme*.  
Turf consisting of *Agrostis tenuis*, *Festuca rubra* and *Poa pratensis*. Of these one or two may be absent locally. Always present in this turf: *Convolvulus arvensis*, *Bromus mollis*, *Phleum pratense* var. *nodosum*, *Cerastium arvense*, *Plantago lanceolata* var. *sphaerostachya*, *Rumex acetosella*, and *Trifolium arvense*. More or less characteristic: *Asparagus officinalis* var. *prostratus*, *Ranunculus bulbosus*, *Silene otites*, and *Trifolium striatum* (rare). Open moss layer of mainly *Hypnum cupressiforme*.
- 7 Anthyllideto-Silenetum nutantis (de L. 1938) Boerboom 1957 polypodiëtum Boerboom 1957.  
Community of *Anthyllis vulneraria* var. *maritima* and *Silene nutans*.
- 8 Mozaiek van Tortuleto-Phleetum arenarii met 1, 2, 3, 4, 7 en 9; vaak overwegend open vegetaties.  
Mosaic of community of *Tortula ruralis* var. *ruraliformis* and *Phleum arenarium* with 1, 2, 3, 4, 7, and 9; predominantly open vegetations.
- 9 Sociaties en consociaties van *Rubus caesius*, *Salix repens* en *Hippophaë rhamnoides*; eventueel mozaiek met 2, 3 en 7. Min of meer gesloten vegetaties.  
Associations and consociations of *Rubus caesius*, *Salix repens*, and *Hippophaë rhamnoides*; also mosaic with 2, 3, and 7. More or less closed vegetations.
- 10 Hippophaëto-Ligustrum bos. Differentiërend t.o.v. 11: *Carex arenaria*, *Galium verum*, *Luzula campestris*, *Hieracium umbellatum* en *Senecio jacobaea*; differentiërend t.o.v. 12 en 13: *Asparagus officinalis* var. *officinalis*, *Cynoglossum officinale*, *Epipactis helleborine*, *Inula conyzia*, *Lithospermum officinale*, *Polygonatum odoratum* en *Viola hirta*.  
Various woods, groves, and scrub, including community of *Hippophaë rhamnoides* and *Ligustrum vulgare*. Differentiating from 11: *Carex arenaria*, *Galium verum*, *Luzula campestris*, *Hieracium umbellatum*, and *Senecio jacobaea*; from 12 and 13: *Asparagus officinalis* var. *officinalis*, *Cynoglossum officinale*, *Epipactis helleborine*, *Inula conyzia*, *Lithospermum officinale*, *Polygonatum odoratum*, and *Viola hirta*.
- 11 Hippophaëto-Ligustrum en opgaand bos. Differentiërend t.o.v. 10: *Ajuga reptans*, *Fragaria vesca* en — tevens dominant — *Arctium pubens*, *Glechoma hederacea*, *Melandrium rubrum* en *Urtica dioica*. Dezelfde differentiërende soorten t.o.v. 12 en 13 als bij 10.  
Similar to 10 but differentiating by the presence of *Ajuga reptans*, *Fragaria vesca*, *Arctium pubens*, *Glechoma hederacea*, *Melandrium rubrum*, and *Urtica dioica*. Of these the latter four species are usually dominant. Same species differentiating from 12 and 13 as mentioned under 10.
- 12 Opgaand bos en (minder algemeen) Hippophaëto-Ligustrum. Differentiërend t.o.v. 10 en 11: *Epilobium montanum*, *Eupatorium cannabinum*, *Festuca arundinacea*, *Lythrum salicaria*, *Mentha aquatica*, *Scutellaria galericulata* e.a. In de kruidlaga domineert veelal *Calamagrostis epigejos*, soms *Holcus lanatus*, nooit één of meer der onder 13 genoemde soorten.  
Various woods, groves and scrub including (less common) community of *Hippophaë rhamnoides* and *Ligustrum vulgare*. Differentiating from 10 and 11: *Epilobium montanum*, *Eupatorium cannabinum*, *Festuca arundinacea*, *Lythrum salicaria*, *Mentha aquatica*, *Scutellaria galericulata*. Usually dominance by *Calamagrostis epigejos*, incidentally by *Holcus lanatus* or other species; never, however, by species mentioned under 13.
- 13 Opgaand bos en (minder algemeen) Hippophaëto-Ligustrum. Zelfde differentiërende soorten t.o.v. 10 en 11 als bij 12. In de hoge kruidlaga (— 1,5 m) domineren als regel *Urtica dioica*, *Valeriana officinalis*, *Melandrium rubrum*,









overwegend open vegetaties.  
Mosaic of community of *Tortula ruralis* var. *ruraliformis* and *Phleum arenarium* with 1, 2, 3, 4, 7, and 9; predominantly open vegetations.

Sociaties en consociaties van *Rubus caesius*, *Salix repens* en *Hippophaë rhamnoides*; eventueel mozaïek met 2, 3 en 7. Min of meer gesloten vegetaties.  
*Sociations and consociations of Rubus caesius, Salix repens, and Hippophaë rhamnoides*; also mosaic with 2, 3, and 7. More or less closed vegetations.

Hippophaëto-Ligustrum Meltzer 1941 en opgaand bos. Differentiërend t.o.v. 11: *Carex arenaria*, *Galium verum*, *Luzula campestris*, *Hieracium umbellatum* en *Senecio jacobaea*; differentiërend t.o.v. 12 en 13: *Asparagus officinalis* var. *officinalis*, *Cynoglossum officinale*, *Epipactis helleborine*, *Inula conyza*, *Lithospermum officinale*, *Polygonatum odoratum* en *Viola hirta*.  
*Various woods, groves, and scrub, including community of Hippophaë rhamnoides and Ligustrum vulgare. Differentiating from 11: Carex arenaria, Galium verum, Luzula campestris, Hieracium umbellatum, and Senecio jacobaea; from 12 and 13: Asparagus officinalis var. officinalis, Cynoglossum officinale, Epipactis helleborine, Inula conyza, Lithospermum officinale, Polygonatum odoratum, and Viola hirta.*

Hippophaëto-Ligustrum en opgaand bos. Differentiërend t.o.v. 10: *Ajuga reptans*, *Fragaria vesca* en — tevens dominant — *Arctium pubens*, *Glechoma hederacea*, *Melandrium rubrum* en *Urtica dioica*. Dezelfde differentierende soorten t.o.v. 12 en 13 als bij 10.  
*Similar to 10 but differentiating by the presence of Ajuga reptans, Fragaria vesca, Arctium pubens, Glechoma hederacea, Melandrium rubrum, and Urtica dioica. Of these the latter four species are usually dominant. Same species differentiating from 12 and 13 as mentioned under 10.*

Opgaand bos en (minder algemeen) Hippophaëto-Ligustrum. Differentiërend t.o.v. 10 en 11: *Epilobium montanum*, *Eupatorium cannabinum*, *Festuca arundinacea*, *Lythrum salicaria*, *Mentha aquatica*, *Scutellaria galericulata* e.a. In de kruidl laag domineert veelal *Calamagrostis epigejos*, soms *Holcus lanatus*, nooit één of meer der onder 13 genoemde soorten.  
*Various woods, groves and scrub including (less common) community of Hippophaë rhamnoides and Ligustrum vulgare. Differentiating from 10 and 11: Epilobium montanum, Eupatorium cannabinum, Festuca arundinacea, Lythrum salicaria, Mentha aquatica, Scutellaria galericulata. Usually dominance by Calamagrostis epigejos, incidentally by Holcus lanatus or other species; never, however, by species mentioned under 13.*

Opgaand bos en (minder algemeen) Hippophaëto-Ligustrum. Zelfde differentierende soorten t.o.v. 10 en 11 als bij 12. In de hoge kruidl laag (— 1,5 m) domineren als regel *Urtica dioica*, *Valeriana officinalis*, *Melandrium rubrum*, *Arctium pubens* en in enkele gevallen *Eupatorium cannabinum* of *Phragmites communis*; in de lage kruidl laag (0,1—0,2 m) domineert *Moebringia trinervia*, eventueel samen met *Stellaria media*, *Ajuga reptans* en *Prunella vulgaris*.  
*Similar to 12 but undergrowth consisting of: 1) a closed herb layer up to 1,5 m with dominance by Urtica dioica, Valeriana officinalis, Melandrium rubrum, Arctium pubens and sporadically Eupatorium cannabinum or Phragmites communis; 2) a closed herb layer 0,1—0,2 m in height, in which usually Moebringia trinervia dominates.*

Recente beplantingen (1953—1955).  
*Recent afforestations (1953—1955).*

Binnen de no's 10—13 zijn dominerende bomen of struiken als volgt aangegeven:  
*Within the nos 10—13 dominating trees and shrubs are indicated as follows:*

- a. *Acer pseudo-platanus*
- b. *Betula pubescens*, *B. verrucosa*, *B. pubescens* x *verrucosa*
- c. *Cornus sanguinea*
- e. *Elaeagnus angustifolia*, *E. multiflora*
- f. *Fagus sylvatica*
- g. gemengd loof- en naalldhout  
*mixed hard woods and conifers*
- h. *Picea* sp.
- i. gemengd loofhout  
*mixed hard woods*
- m. *Pinus pinaster*
- n. *Pinus nigra*
- p. *Pinus silvestris*
- q. *Quercus robur*
- r. *Salix alba*, *S. fragilis*
- s. struweel bestaande uit één of (meestal) meer der volgende soorten:  
*scrub consisting of one or (usually) more of the following species:*  
*Crataegus monogyna, Ligustrum vulgare, Hippophaë rhamnoides, Betula pubescens, B. verrucosa, Rosa canina, R. dumetorum, R. rubiginosa, Cornus sanguinea, Euonymus europaea, Quercus robur, Frangula alnus, Rhamnus cathartica, Viburnum opulus*
- t. *Pseudotsuga taxifolia*
- u. *Ulmus* sp.
- v. *Sambucus nigra*
- w. *Populus tremula*
- x. *Populus trichocarpa*, *P. candicans*
- y. *Populus canescens*, *P. alba*
- z. *Populus nigra*, *P. canadensis*

(a) b. etc. verspreid staande individuen van *Acer pseudo-platanus* resp. *Betula* sp., enz.  
*scattered individuals of Acer pseudo-platanus, resp. Betula sp., etc.*

o sociaties van *Hippophaë rhamnoides*  
*sociations of Hippophaë rhamnoides*

• sociaties van *Ligustrum vulgare*  
*sociations of Ligustrum vulgare*

VVVVVV vegetatie sterk beïnvloed door meeuwen  
*vegetation strongly influenced by sea-gulls*

— voetpad, rijwielpad of weg  
*foot-path, cycle-path or road*

== ruiterspad  
*bride-path*

— (onverhard) pad  
*track*

- - - hek  
*fence*

- - - - - hoogtelijn van 6 m + Delflands Peil  
*contour of 6 m + D.P.*

situatie  
*situation of the area*

schaal 1 : 5000  
*scale 1 : 5000*



